Anat. 4°
123 f
Maurer.

<36609263490019

<36609263490019

Bayer. Staatsbibliothek

DIE

EPIDERMIS

UND

IHRE ABKÖMMLINGE

VON

PROF. DR. FR. MAURER
PROSEKTOR IN HEIDELBERG

MIT 9 TAFELN UND 28 TEXTFIGUREN

LEIPZIG
VERLAG VON WILHELM ENGELMANN
1895.

8959

BIBLIOTHECA
REGIA
MONACENSIS

DIE

EPIDERMIS

UND

IHRE ABKÖMMLINGE

VON

PROF. DR. FR. MAURER
PROSEKTOR IN HEIDELBERG

MIT 9 TAFELN UND 28 TEXTFIGUREN

LEIPZIG
VERLAG VON WILHELM ENGELMANN
1895.

Alle Rechte vorbehalten.

BIBLIOTHECA
REGIA
MONACENSIS

Druck der kgl. Universitätsdruckerei von H. Stürtz in Würzburg.

Vorwort.

Die in den folgenden Blättern dargelegten Ausführungen hatten ursprünglich den Zweck die Ableitung des Haarkleides der Säugetiere von den Hautsinnesorganen niederer Wirbeltiere auf breiterer Basis zu begründen. Es wurde dieser Wunsch in mir rege infolge der Art und Weise, wie meine diesbezügliche Auffassung von den Fachgenossen beurteilt wurde. Als ich vor zwei Jahren im Morphologischen Jahrbuche eine kurze Abhandlung darüber veröffentlichte, hielt ich das dort gebrachte Material für genügend, um diese Lehre zu begründen. Wurde mir auch persönlich von wenigen Fachgenossen ihre Zustimmung zu meinen Darlegungen ausgesprochen, ja von einer Seite sogar dieselben schon für zu ausführlich erklärt, so ist doch von allen Autoren, welche auf dem Gebiete der Haut arbeiteten, die neue Lehre von der Herkunft der Säugetierhaare als falsch verworfen worden, ja man hat sie sogar als einfache „Behauptung“ bezeichnet. Da ich nun diese ganze Frage für hinreichend bedeutungsvoll halte, um ihr eingehende Studien zu widmen, so habe ich mich in den letzten beiden Jahren neben anderem stets weiter mit der Untersuchung der Haut der Wirbeltiere beschäftigt. Ich kam dabei naturgemäss bei der Untersuchung der Haut sämtlicher Wirbeltiergruppen auf die verschiedensten Organe der Epidermis und ebenso musste in Zusammenhang mit diesen auch die indifferente Haut genauer betrachtet werden. So ergaben sich

zahlreiche Fragen, welche mit der Ableitung der Haare von den Hautsinnesorganen nichts zu thun haben und ich bin gerne solchen Fragen nachgegangen. Da die Untersuchung der Haut verhältnismässig leicht ist, so besteht eine ganz enorme Litteratur und es ist eine grosse Menge von Thatsachen bekannt geworden. Es ergiebt sich daraus, dass ich sehr viele Thatsachen, welche schon anderwärts niedergelegt sind, hier wiedergeben muss. Es ist aber, und dies möchte ich gleich von vornherein aussprechen, durchaus nicht meine Absicht, irgend jemand die Priorität in dem Nachweise einer Thatsache streitig zu machen; ich gestehe vielmehr gerne zu, dass sehr viele der im folgenden gebrachten Thatsachen bereits Andere vor mir gesehen haben. Ich sehe es ferner nicht als meine Aufgabe an, nur Thatsachen festzustellen, sondern die letzteren sollen erst das Arbeitsmaterial darstellen. Die Vergleichungen und Schlussfolgerungen fasse ich als die eigentlich wissenschaftliche Aufgabe auf. Dabei ist, denke ich genügend betont, dass man ohne Thatsachen nichts vergleichen und schliessen kann. Es waren auch die Thatsachen, welche mich auf den Gedanken der Ableitung der Haare von den Hautsinnesorganen niederer Tiere hinführten und durch Thatsachen wurde diese Auffassung begründet, sodass ihr wohl ein höherer Wert als der einer blossen „Behauptung“ zukommt. Ich möchte endlich noch hervorheben, dass für mich die Morphologie der leitende Gesichtspunkt in allen zu behandelnden Fragen bildet. Die Leistung ist es selbstverständlich, welche den Bau eines Organes herausbildet. Wenn aber ein Organ durch Funktionswechsel, und solche spielen ja beim tierischen Organismus eine so grosse Rolle, eine ganz andere Bestimmung erhält, als diejenige war, welcher es ursprünglich diente, so ist die morphologische Beurteilung die einzige, welche uns den richtigen Weg zeigt. Gerade bei den Hautorganen spielt dies eine grosse Rolle, denn hier sehen wir bei den beiden höchstentwickelten Wirbeltiergruppen, dass nach meinen früheren Veröffentlichungen, deren Richtigkeit ich auch noch völlig

aufrecht erhalte, die gleichen Leistungen zum grossen Teil von Hautorganen versehen werden, welche aus völlig verschiedenen Gebilden niederer Tiere hervorgehen. Die morphologische Grundlage, aus welcher sich die Feder und das Haar entwickeln, ist vollkommen verschieden, obgleich beide Organe physiologisch vielfach gleiche Bedeutung haben. In diesem Sinne möchte ich also, indem ich stets die hohe Bedeutung der Leistung für die Gestaltung eines Organes anerkenne, doch die Morphologie für das Massgebende bei der Beurteilung der Genese dieser Organe betrachtet sehen.

Zwei Wirbeltiergruppen habe ich in folgenden Schilderungen wenig berücksichtigt: die Selachier und die Ganoiden. Es geschah dies aus folgenden Gründen. Bei diesen beiden Gruppen spielt die Epidermis hauptsächlich nur als schmelzbildende Membran eine Rolle bei dem Aufbau der Hautzähnchen. Die Lederhaut bietet in den Schuppen den wichtigsten Teil des Integumentes. Von der allgemeinen Epidermis ist darum nicht vieles zu berichten, das für die mich hier interessierenden Fragen von Belang wäre. Die Hautsinnesorgane sind in ungemein mannigfaltiger Ausbildung bekannt, allein auch sie bieten nichts, was gerade hier von besonderer Wichtigkeit ist, weil sie von einem gemeinsamen Typus aus sich so mannigfach differenziert haben in einer Weise, die nur für die Selachier speziell Bedeutung besitzt. Ihre Anordnung am Kopf und Rumpf dagegen bleibt genauer zu besprechen. Bei Ganoiden sind ebenfalls die Hartgebilde der Lederhaut so massig ausgebildet, dass die Epidermis dagegen sehr in den Hintergrund tritt. Das hier Mitzuteilende wird sich auf frühe Entwickelungsstadien beschränken, in welchen die Hartgebilde noch nicht die vorwiegende Rolle spielen.

So lege ich denn das Folgende den Fachgenossen zur Prüfung vor. Wenn damit einerseits meine Auffassung, von der Ableitung der Säugetierhaare, als einer grossen Anzahl von Thatsachen Rechnung tragend und dieselben erklärend, eine tiefere

Begründung erfährt und andererseits der Einzelne nicht sowohl Belehrung, als vielmehr Anregung zu weiterer Arbeit auf diesem Gebiete erhalten sollte, so ist für mich der Zweck dieser Ausführungen vollkommen erreicht.

Es ist mir eine angenehme Pflicht hier dem Herrn Verleger für das freundliche Entgegenkommen in betreff der Herstellung der Tafeln und der Ausstattung dieser Abhandlung meinen verbindlichsten Dank auszusprechen.

Heidelberg, Januar 1895.

F. Maurer.

Inhalts-Übersicht.

	Seite
Vorwort	III
Einleitung	1
Fische	8
Amphibien	10
Hautsinnesorgane der Larve	11
Hautsinnesorgane der erwachsenen Amphibien	12
Verhornung	14
Reptilien	16
Vögel	18
Säugetiere	19
Stellung der Aufgabe	20
Cyklostomen	25
Bdellostoma	27
Myxine	33
Petromyzon	36
Hautsinnesorgane	48
Ammocötes	51
Beurteilung der Befunde der Oberhaut bei Cyklostomen	55
Teleostier	62
Barbus fluviatilis	65
Hautsinnesorgane	75
Perlorgane	91
Idus melanotus	96
Hautsinnesorgane	97
Perlorgane	101
Phoxinus laevis	103
Cyprinus carpio	106
Leuciscus cephalus	107
Perca fluviatilis	108
Salmo fario	109
Anguilla vulgaris	115
Pelagische Teleostier	117

Seite

Besprechung der Befunde bei Knochenfischen . . . 118

Amphibien . . . 123

Anuren . . . 126

Rana . . . 126

glatte Muskelzellen der Oberhaut . . . 128

Entwickelung . . . 131

Hautsinnesorgane und Drüsen . . . 143

Rückbildung der Hautsinnesorgane . . . 149

Perlorgane . . . 150

Dactylethra . . . 152

Bufo . . . 154

Urodelen . . . 155

Larven von Triton . . . 157

Larven von Salamandra . . . 161

Larven von Siredon . . . 164

Hautsinnesorgane . . . 165

Erwachsene Formen

Siredon . . . 167

Menobranchus . . . 176

Cryptobranchus . . . 177

Triton . . . 182

Pleurodeles . . . 188

Salamandra . . . 190

Beurteilung der Befunde der Amphibienhaut . . . 191

Reptilien . . . 196

Hatteria . . . 197

Tastflecken . . . 199

Lacerta . . . 200

Epidermoidalorgane . . . 211

Schenkelorgane (Bau) . . . 212

Schenkelorgane (Entwickelung) . . . 216

Anguis fragilis . . . 220

Tastflecken . . . 223

Tropidonotus natrix . . . 225

Coronella laevis . . . 227

Pelias berus . . . 227

Crocodilus . . . 228

Chamaeleo . . . 230

Besprechung der Befunde bei Reptilien . . . 232

Vögel . . . 239

Befunde und Folgerungen . . . 242

Säugetiere . . . 249

Haare . . . 253

Hautdrüsen . . . 259

Ornithorhynchus . . . 264

Echidna . . . 273

Perameles . . . 274

Dasypus . . . 275

Manis . . . 276

	Seite
Myrmecophaga	277
Bradypus	278
Choloepus	278
Hypudaeus	279
Felis catus domesticus	281
Canis familiaris	283
Canis vulpes	285
Choelogenys Pacca	286
Homo sapiens	286
Die Tasthaare in ihrer Anordnung am Kopfe verschiedener Säugetierformen	288
Beurteilung der Befunde bei Säugetieren	294
Die Homologie der Integumentalorgane	299
Tafel-Erklärung	337
Litteratur	347

Einleitung.

Wenn wir die über die Haut bestehende Litteratur durchsehen, so finden wir, dass dieses Organsystem von verschiedenen Gesichtspunkten aus beurteilt und untersucht wurde. Von seiten der Praktiker ward naturgemäss der Haut des Menschen das grösste Interesse gewidmet, und man hat dann wohl die Säugetiere zur Vergleichung herangezogen. Die Haut der niederen Wirbeltiere erregte frühzeitig wissenschaftliches Interesse. In erster Linie ist hier Franz Leydig zu nennen, welcher in einer grossen Reihe von Abhandlungen uns eine reiche Fülle feiner Beobachtungen brachte. Giebt es doch kaum eine niedere Wirbeltiergruppe, bei welcher er nicht gewisse Organe der Haut zuerst gefunden, untersucht und auf ihre Bedeutung geprüft hat. So sind die Hautsinnesorgane von ihm bei allen wasserlebenden Wirbeltieren gefunden und beschrieben worden. Auch die Drüsenzellen in der Epidermis der verschiedenen Fische und Amphibien sind zum Teil von ihm zuerst beobachtet und geschildert worden. In der letzten Zeit hat L. die Perlorgane der Knochenfische genauer untersucht. Seine speziellen Beobachtungen sind später zu berücksichtigen. Neben ihm sind F. E. Schulze, Max Schultze, Ranvier vor allem zu nennen, welche unser Wissen über die Haut der niederen Wirbeltiere wesentlich bereichert haben.

Über die Hautsinnesorgane der Fische und Amphibien, welche von Leydig zuerst geschildert und zum Teil noch mit Hautdrüsen in Beziehung gebracht wurden, sind uns durch Schulze, Solger, Malbranc, Bugnion, Mitrophanow u. a. viele neue Thatsachen bekannt geworden.

Die höheren Wirbeltiere wurden ausser von Leydig besonders von Ranvier, Waldeyer, Goette, Unna untersucht, wodurch man die Vorgänge bei der Verhornung kennen gelernt hat. Besonders ist die Bildung von Eleidin und Keratohyalin zu erwähnen, welche zuerst bei Säugetieren und Menschen, diesen Prozess in der Epidermis einleitend, erkannt wurden. Leydig hat zunächst darauf hingewiesen, dass der Verhornungsprozess keineswegs durch das Leben auf dem Lande erst hervorgebracht wird, sondern, dass auch bei

wasserlebenden Wirbeltieren, z. B. vielen Fischen ein oberflächliches Stratum corneum der Epidermis besteht, dass mithin der Verhornungsprozess bei landlebenden Formen lediglich eine Steigerung erfährt. Dass die Oberhaut der Fische eine Schleimhaut darstellt und als solche auch bei Amphibien bestehen bleibt, ist von vielen Autoren festgestellt worden (F. E. Schulze, Leydig, Carrière, Langerhans, Föttinger, Bloomfield.). Auch hat man längst erkannt, dass die Schleimzellen ungemein verschiedenartiges Exkret liefern und demgemäss in ihrem Bau eine sehr grosse Mannigfaltigkeit besteht. Ich brauche hier nur an die von Max Schultze zuerst beschriebenen und von Leydig als Schleimzellen gedeuteten Kolben der Petromyzontenhaut, ferner auf die grossen Kolbenzellen des Aals und die Körner- und Becherzellen verschiedenster Grösse hinzuweisen, wie sie bei Cyclostomen, Selachiern, Ganoiden und Teleostiern beschrieben wurden (F. E. Schulze u. v. A.). Von den meisten Autoren wurde darauf aufmerksam gemacht, dass lymphatische Elemente, d. h. kleine Rundzellen in grosser Menge in der Epidermis zwischen deren Elementen vorkommen. Von Bedeutung erscheint mir hierzu auch die von den Gebr. Sarasin gemachte Beobachtung, dass Blutkapillaren sich bei gewissen Amphibien in die Epidermis hinein erstrecken.

Die Haut der Amphibien wurde von zahlreichen Beobachtern geschildert. Auch hier ist es Leydig, welchem die grössten Verdienste zukommeu. Von dieser Gruppe an spielen verschiedenartige Hautorgane, welche für die höheren Wirbeltiere Bedeutung erhalten, eine grosse Rolle. In der Haut der Fische sind es die verschiedensten Schuppenbildungen in erster Linie, welche die Ausbildung der Haut komplizieren. Neben diesen aber sind Hautsinnesorgane in ebenso grosser Mannigfaltigkeit entwickelt. Bei Amphibien treten die Schuppen in den Hintergrund, neben den Hautsinnesorganen aber erhalten komplizierte Drüsenbildungen Bedeutung. Bei allen Hautdrüsen der Amphibien, die als alveoläre Drüsen ausgebildet sind, findet sich ein oberflächlicher Belag von glatten Muskelzellen. Erst innerhalb dieser Elemente sind die grossen Drüsenzellen angeordnet, die je nach der Beschaffenheit ihres Sekretes eine sehr verschiedene Ausbildung erkennen lassen. Die Herkunft dieser Muskelzellen aus Epithelzellen der Epidermis wurde in der letzten Zeit durch mehrere Autoren nachgewiesen. (Nicogly, Heidenhain.)

Die Haut der Reptilien wurde von Kerbert, Ficalbi, Todaro und Batelli genauer untersucht und die Schichtenbildung durch den Häutungsprozess kompliziert erkannt. Die auf den Schuppen vieler Reptilien nachweisbaren eigentümlichen Organe, die uns als Flecken oder Gruben erscheinen, wurden von Leydig, Merkel u. A. beschrieben und als Organe des Hautsinnes gedeutet. Eine genauere Vergleichung mit anderen Hautorganen sowohl höherer als niederer Wirbeltiere steht noch aus.

Sie wurden bei Schlangen vielfach zu systematischen Zwecken verwendet. Die Hautorgane der höheren Wirbeltiere sind von unzähligen Autoren untersucht und beschrieben worden. Man hat stets Reptilienschuppen, Vogelfedern und Haare als homologe Bildungen mit einander verglichen und war bestrebt, die Verschiedenheiten, welche in Entwickelung, Bau und Anordnung auf dem Körper ersichtlich waren, so zu deuten, dass doch eine Homologie bestehen blieb. Dabei bot die Schuppe der Reptilien die Grundlage, von ihr aus haben sich die Federn der Vögel und die Haare der Säugetiere, beide mit Besonderheiten nach ihrer Art, ausgebildet. Seither sind aber noch viele weitere Hautorgane bekannt geworden, welche zur Vergleichung auffordern: die Hautsinnesorgane niederer Wirbeltiere, die Perlorgane der Knochenfische, die auf den Reptilienschuppen bestehenden Tastorgane und die Schenkelporen der Eidechsen. Es nimmt mich wunder, dass alle diese Organe nicht schon lange auf ihre phylogenetische Verwandtschaft geprüft wurden.

Über Feder- und Haarbildungen besteht eine sehr grosse Litteratur. Es sind hier vor allem Kölliker, Gegenbaur, Leydig, Goette, Welcker, Waldeyer, Schwalbe, Studer, Davies, v. Ebner, Stieda, Unna zu nennen. Über die Nerven der Haare haben wir Arnstein, Schöbl und Bonnet wichtige Aufklärungen zu verdanken.

Von weiterem Gesichtspunkte aus wurden die Haare der Säugetiere schon lange in ihrer Verschiedenheit von Federn und Schuppengebilden von Gegenbaur erkannt, wenn auch ein Anschluss an andere Organe noch nicht gegeben wurde. Aber im Gegensatz dazu wurde selbst in neuester Zeit die Ableitung der Haare von Schuppenbildungen von M. Weber, de Meyere, Römer u. a. festgehalten. Diese letzteren Autoren beschränken sich in ihren Untersuchungen auf Säugetiere und damit verlieren ihre Deutungen an Wert. Denn zur weiteren Vergleichung sind die ungemein verschiedenen Hautorgane niederer Wirbeltiere mit in Betracht zu ziehen, ohne deren Kenntnis kein massgebendes Urteil abgegeben werden kann.

Eine reiche Litteratur besteht über die Organe des Tastsinnes: Die Meissnerschen, Vaterschen, Pacinischen Körperchen, welche in grosser Verbreitung bei Sauropsiden und Mammalien an verschiedenen Körpergegenden beschrieben wurden. Sie finden sich bei Vögeln und Säugern an unbefiederten und haarfreien Hautstellen, sind aber nicht auf die Körperoberfläche beschränkt, sondern finden sich auch in der Schleimhaut der Mundhöhle. Die Pacinischen Körperchen wurden bekanntlich auch bei vielen Säugern in grosser Zahl im Mesenterium gefunden.

In Betreff der Innervation der Haut wurde schon von Leydig nachgewiesen, dass Nerven in die Epidermis hinein verlaufen. Mit Hülfe der neueren Methoden hat man auch erkannt, dass die Nervenfasern intercellular sich ver-

ästeln und vermutet in freien oft knopfförmigen Endigungen das natürliche Ende der Nervenfasern (Golgi, Ramon y Cajal, Lenhossék, Retzius).

Die Arbeiten aller das Gebiet der Haut behandelnden Autoren sind mir von grossem Werte gewesen, auf das Einzelne komme ich in den speziellen Ausführungen zurück.

Das Organsystem des Integumentes ist eines der interessantesten des ganzen tierischen Organismus, da es unter den verschiedenartigsten äusseren Verhältnissen besteht, die unmittelbar darauf einwirken. Es werden demnach auch ganz ungleiche Anforderungen an dasselbe gestellt und deren Erfüllung kommt in den Elementen dieses Systems überall in der mannigfaltigsten Weise auch morphologisch zum Ausdruck. Wenn man die ungemein verschiedenen Befunde dem Verständnis näher bringen will, so hat man sich zunächst klar zu sein über die allgemeinen Leistungen, welche das Integument zu versehen hat: Es schliesst den Organismus nach aussen ab und stellt hiermit zugleich im weitesten Sinne ein Schutzorgan gegen die Aussenwelt dar. Diese Leistung ist der Natur des umgebenden Mediums entsprechend in verschiedener Weise bethätigt. Leben die Tiere im Wasser, so befindet sich die Haut in absolut anderen Verhältnissen wie bei land-, d. h. luftlebenden Organismen. Dies beeinflusst naturgemäss sehr weitgehend den Bau der äusseren Bedeckungen.

Bekanntlich unterscheiden wir am Integument zwei verschiedene Gewebsschichten: eine tiefe, bindegewebige: das Korium, und eine oberflächliche, epitheliale: die Epidermis.

Beide stehen in einem gewissen kompensatorischen Verhältnisse. Den ersten Schutz nach aussen hat bei niederen Tieren, bei vielen Wirbellosen die Epidermis zu leisten. Auch bei den niedersten Wirbeltieren, Amphioxus und den Cyklostomen, fällt ihr hierbei eine wesentliche Rolle zu. Doch sehen wir sie schon durch eine derbe faserige Lederhaut unterstützt. Bei Fischen sehen wir vielfach, dass das Korium diese Leistung in höherem Masse übernimmt. Zur Erfüllung dieser Funktion entstehen Hartgebilde, Schuppen in der Lederhaut. Bei Amphibien und Amnioten tritt sodann die Epidermis wieder in den Vordergrund, teils durch Ausbildung von Drüsen, teils durch Hornbildungen, die ausschliesslich von der Oberhaut geliefert werden. Beim Korium beruht die Verschiedenheit der Gebilde in der chemisch-physikalischen Differenzierung der Intercellularsubstanz, entsprechend dem Charakter und der Natur der Bindesubstanzen überhaupt. Bei der Epidermis sehen wir die Zelle als solche in der grössten Mannigfaltigkeit differenziert. Es bietet darum das Studium der Epidermis einen höchst interessanten Einblick in das Leben der Zelle, wie es sonst bei keinem einzigen

Organsystem geboten ist. Der Schutz nach aussen wird nur zum Teil durch Hartgebilde geleistet. Eine grosse Rolle spielen hierbei auch die Sekretion und die Hautempfindung. Die beiden letzteren Funktionen werden ausschliesslich von der Epidermis versehen, da sie eine direkte Berührung mit dem umgebenden Medium voraussetzen, die dem Korium versagt ist.

Die von der Epidermis gelieferten Exkrete sind ungemein mannigfaltig. Man hat flüssige und feste Stoffe zu unterscheiden. Die Exkretion von Stoffen dieser beiden Aggregatzustände findet sich bei sämtlichen tierischen Organismen nebeneinander. Die einfachste Form der Abscheidung eines fremden Stoffes ist die Bildung einer Kutikula an der freien Oberfläche einer Epidermiszelle. Wie die Bildung einer solchen Kutikula nicht nur die Bedeutung einer Ausscheidung gewisser Stoffe, sondern als vorzüglichste Funktion wohl eine Schutzeinrichtung für die Zelle, welche sie bildete, darstellt, so kommt allen Hautsekreten nicht ausschliesslich die Bedeutung der Abscheidung unbrauchbarer Stoffe aus dem Körper zu, sondern sie haben daneben oft viel wichtigere Aufgaben, als Schutzeinrichtungen. Sie schützen zum Teil die Oberhaut selbst z. B. vor Eintrocknen, zum Teil schützen sie den ganzen Organismus gegen Feinde, oder sie dienen zur Wärmeregulirung bei warmblütigen Tieren. Eine reichliche Exkretion fester Stoffe von seiten der Oberhaut findet statt, indem die oberflächlichen Zellenlagen verhornen und zwar ist dieser Vorgang schon bei Fischen, also im Wasser lebenden Tieren, ganz allgemein verbreitet. Der Prozess der Verhornung erleidet bei dem Übergang zum Leben eine beträchtliche Steigerung und grössere Bedeutung.

Die Abscheidung flüssiger Stoffe wird zuerst durch einfache Schleimzellen geleistet, deren Sekret sehr verschieden ist.

Die Oberhaut der Fische ist in den meisten Fällen eine Schleimhaut. Beim Übergang zum Landleben entstehen komplizierte Organe, die Schleimdrüsen der Amphibien. Bei den höheren Formen wird von der Oberhaut nirgends mehr Schleim abgesondert, sondern fettige Substanzen, Hauttalg, Milch, und ein dünnes wässeriges Sekret: der Schweiss.

Von grosser Bedeutung ist die Pigmentbildung in der Haut. Solche findet sowohl in der Epidermis wie in gewissen Zellen der Lederhaut statt, deren Herkunft noch nicht sicher gestellt ist. Viele von diesen Zellen sind fixiert, andere zeigen amöboide Beweglichkeit und bewegen sich nicht nur zwischen den Elementen des Korium frei umher, sondern kriechen auch in die Epidermis hinein und zwar bewegen sie sich vermittelst feiner Fortsätze in den Intercellularlücken weiter. Man hat vielfach angenommen, durch solche Elemente werde Pigment allein in die Oberhaut transportiert, sodass es nicht in den Epidermiszellen selbst gebildet werde. Wenn das auch thatsächlich häufig vorkommt, so ist doch nicht

zu bezweifeln, dass auch die Epidermiszellen selbst Farbstoffe in ihrem Zellleibe bilden können (Säugetierhaare, Epidermis der Amphibien).

Die mannigfaltigen Zustände, welche uns das Integument der Wirbeltiere zeigt, sind in ganz ähnlicher Weise auch bei Wirbellosen vorhanden. Bei diesen hat die Oberhaut durchgehends eine einschichtige Beschaffenheit und es sind die Elemente bald sehr hoch cylindrisch, bald von kubischer oder auch platter Form.

Bei Coelenteraten zeigt sie sich schon aus sehr mannigfaltig differenzierten Elementen zusammengesetzt. Neben fadenförmigen Zellen mit zartem Kutikularsaum sind hier Schleimzellen und Sinneszellen differenziert. Vielfach zeigen sich Flimmerhaare an der Oberfläche an Stelle des einfachen Kutikularsaumes. Bei den Knidariern sehen wir eine Differenzierung zu Nesselzellen auftreten, welche mit ihrem Knidocill wohl eine der am kompliziertesten gebauten Zellen der Oberhaut aller Tiere darstellt. Bei Würmern spielen neben den Kutikularbildungen, Flimmerhaaren und Sinneszellen die schleimliefernden Zellen eine grosse Rolle, welche vielfach als mächtige flaschenförmige Gebilde mit dem grössten Teil ihres Zellkörpers in die Tiefe gerückt sind und weit in das unterliegende Bindegewebe hineinreichen. Bei diesen Formen kommt auch schon der Einfluss des äusseren Mediums zum Ausdruck. Bei den auf dem Trocknen lebenden Formen ist die Kutikularbildung meist stärker entwickelt, auch die einzelligen Drüsen zeigen hier eine mächtige Entfaltung.

Welche Mächtigkeit die Kutikularbildungen beim Wasserleben erreichen können, zeigen uns Formen wie Aphrodite, wo Borstenbildungen zu stande kommen, die ein förmliches Haarkleid auf der Rückenfläche des Tieres entstehen lassen.

Bei Mollusken bleibt die Oberhaut teils sehr zart, entwickelt reichlich schleimliefernde grosse Zellen. Wo Schalenbildungen auftreten, sind kalksalzreiche Kutikularbildungen oft von mächtiger Dicke entwickelt (Muscheln, Schnecken). In diesen Fällen werden die Schutzvorrichtungen von der Epidermis geliefert. Ebenso sahen wir es auch bei Arthropoden, bei welchen geschlossene Kutikularbildungen eine sehr mächtige Ausbildung zeigen können (Myriapoden, Coleoptera). Die Mannigfaltigkeit kommt hier auch wieder in vielen Fällen zum Ausdruck, ich brauche nur an die Behaarung und Schüppchenbildungen der Schmetterlinge zu erinnern und damit die glatte dicke Kutikula bei Schwärmerraupen oder die zierlichen Stachelbildungen bei den Raupen vieler unserer Tagfalter zu erinnern.

Alle diese epidermoidalen Bildungen sind Schutzorgane nicht nur gegen mechanische Insulte, sondern das darin abgelagerte Pigment, welches häufig der Umgebung angepasst ist, bildet einen wertvollen Schutz gegen Feinde (Mimicry).

Daneben haben solche Gebilde auch vielfach die Bedeutung von sekundären Sexualcharakteren (Schmetterlinge, Käfer etc.)

In betreff der schützenden Funktion gegen mechanische Insulte sehen wir vielfach das unter der Oberhaut liegende Bindegewebe der Epidermis den Rang streitig machen. So finden wir bei Echinodermen und vielen Mollusken (Cephalopoden) ein Korium mächtig entwickelt, teils als derbe Faserhaut, teils mit Kalkplatten inkrustiert. Echinodermen und Krustaceen liefern hier wohl sehr schöne Beispiele der Konkurrenz beider Teile der Haut. Der Kalkpanzer der letzteren wird von der Oberhaut geliefert, während derjenige der Echinodermen in der unterliegenden Lederhaut zur Entwickelung kommt.

Als Sinnesorgane finden wir vielfach einzeln stehende Zellen mit Sinnesborsten entwickelt, aber auch Gruppen solcher Zellen bilden sehr häufig (Würmer, Arthropoden) kompliziertere Organe, welche viel Ähnlichkeit mit den Sinnesknospen der Wirbeltiere zeigen.

Wir sehen somit in der einschichtigen Epidermis der Wirbellosen durch die verschiedene Differenzierung der Zellen die mannigfaltigsten Leistungen ihren morphologischen Ausdruck finden. Die Flimmerhaare dienen der Lokomotion und vielfach durch Erneuerung des umgebenden Mediums, der Atmung. Die schützenden Cuticulae dienen ebenso, wie die Schleimzellen, der Exkretion verbrauchter Stoffe, desgleichen auch die Pigmente. Allen diesen Bildungen kommt nicht nur eine einzige Funktion zu, sondern sie versehen die verschiedensten für die Existenz des Organismus wichtigen Leistungen.

Die Oberhaut der Wirbeltiere ist meist mehrschichtig; nur bei Amphioxus behält sie ihre einschichtige Beschaffenheit auch später, während eine solche bei allen übrigen Vertebraten nur vorübergehend in embryonalen Zuständen besteht.

In den oberflächlichsten Lagen der mehrschichtigen Epidermis findet ganz allgemein ein Zugrundegehen der Zellen, eine Abnützung statt und die hier wegfallenden Zellen werden aus der Tiefe ersetzt.

Das Absterben an der Oberfläche spielt sich in sehr verschiedener Weise ab, indem verschiedenartige chemisch-physikalische Veränderungen an Zellkörper und Zellkern Platz greifen. Bei den wasserlebenden Tieren finden wir die oberflächlichen Zellen häufig als Drüsenzellen funktionierend. In dem Zellkörper kommt es zu reichlicher Bildung von Schleim und verwandten Stoffen. Dieser Vorgang, der als der Ausdruck der Thätigkeit des Protoplasmakörpers der Zelle zu betrachten ist, beginnt schon in den tiefer gelegenen Zellen und unter Fortschreiten des Prozesses, unter dem die Zelle beträchtlich an Grösse zunimmt, rückt dieselbe allmählich in die Höhe, bis sie zur freien Oberfläche gelangt, wo sie mitsamt

ihrem ganzen Inhalt abgestossen wird. Sie kann also nicht mehrfach ihre Thätigkeit als Drüsenzelle wiederholen. Auf diese Weise werden bei Fischen eine Menge verschiedener Stoffe mit den Zellen, die sie bildeten, aus dem Körper entfernt. Bei Cyklostomen und Teleostiern besteht hierin eine sehr grosse Mannigfaltigkeit. Aber nicht nur als Drüsenzellen, die verschiedene schleimige und andere Stoffe in ihrem Plasmaleib bildeten, stossen sich die Zellen von der Oberfläche ab, sondern sie gehen auch bei Fischen schon an vielen Stellen und bei vielen Formen in grosser Zahl jenen eigentümlichen Umwandlungsprozess ein, der als Verhornung bei den luftlebenden Formen eine so grosse Rolle spielt.

Die im Verhornungsprozess untergegangenen Zellen werden bei vielen Formen als einzelne Schüppchen an der freien Oberfläche abgeschilfert, z. B. bei Fischen, Vögeln und Säugetieren. Bei Amphibien und Reptilien werden einheitliche oberflächliche Epidermisschichten im periodisch wiederkehrenden Häutungsprozesse abgeworfen. Der hierin gebotene Exkretionsvorgang grosser Hornmassen ist bei Vögeln und Säugetieren durch den Feder- und Haarwechsel geleistet.

Fische. Die Epidermis der Fische besitzt bis zur Oberfläche hin ein ausgebildetes intercelluläres Saftraumsystem. Die oberflächlichsten Zellen stehen demnach hier noch unter sehr günstigen Ernährungsbedingungen. Jede der alleroberflächlichsten Zellen besitzt einen deutlichen Kutikularsaum. Unter diesem befindet sich aber nicht immer eine Zelle, deren Plasmakörper im indifferenten Zustand erhalten blieb. Vielmehr kann auch solche Zelle Schleim in ihrem Inneren bilden (Cyklostomen). Der Plasmakörper kann auch zu Hornsubstanz sich umbilden. Dabei sitzt der Hornschuppe, zu welcher eine solche Zelle wird, der Kutikularsaum noch auf. Der Plasmakörper nimmt eine gelbliche Farbe an, starklichtbrechend, ohne vorhergehendes Auftreten von Körnchen irgend welcher Art. Der Kern, abgeplattet, wird opak, für Farbstoffe wenig empfänglich, ist aber immer noch nachweisbar. Solche Zellen finden sich sehr reichlich an der Oberfläche der Epidermis bei Teleostiern mit prominenten Schuppen an der freien Oberfläche der letzteren, ebenso an der Epidermis des Kopfes, z. B. der Stirn und des Oberkopfes. Ganz anders verhält sich aber die Epidermis an den bedeckten Teilen der Schuppen. Dort gleicht sie vielfach dem Zustand, wie er sich bei Fischen mit ganz glatter Haut findet, bei welchen keine prominenten Schuppen bestehen, z. B. Cyklostomen und einigen Teleostiern, (Aal). Der Verhornungsprozess ist ein Exkretionsvorgang, bei welchem gewisse Stoffwechselprodukte in fester Form vom Organismus eliminirt werden. Dieser Prozess ist bei Fischen relativ wenig entwickelt gegenüber dem reichlichen Exkretionsprozess flüssiger schleimiger Stoffwechselprodukte.

Neben diesen Exkretionsvorgängen, die dem Organismus nach verschiedener

Richtung dienen, kommt der Oberhaut die grosse Bedeutung eines sensiblen Apparates zu.

Alle Epidermiszellen dienen dem Gemeingefühl auch bei Fischen. Es ist deshalb eine Versorgung der ganzen Epidermis mit sensiblen Nerven anzunehmen. Neben einer solchen bestehen aber bestimmte Eindrücke perzipierender spezifischer Sinnesepithelzellen. Diese sind zum Teil einzeln als sogenannte Stiftchenzellen (Kölliker) in der ganzen Epidermis unregelmässig zerstreut, oder sie bilden in Komplexen angeordnet kompliziertere Organe: Nervenendhügel und -Knospen. Diese bestehen nicht nur aus Sinneszellen, sondern die unmittelbar um letztere angeordneten Epidermiszellen sind als Schutzzellen für jene empfindlichen Gebilde differenziert als Stützzellen, Deckzellen etc.

Die Nervenendhügel dienen offenbar einem spezifischen Sinn; sie sind zum Teil in gewisse Nervenbahnen eingeschaltet: Trigeminus, Facialis und Vagus, und finden ihre volle Ausbildung als spezifische Sinnesorgane nur bei wasserlebenden Tieren. Mit dem Übergang zum Landleben verschwinden sie, d. h. erleiden eine völlige Rückbildung, oder können, indem sie einen Funktionswechsel erfahren, zu andern Gebilden umgeformt werden.

Die Sinnesorgane der Haut sind aber keineswegs alle an den Trigeminus, Facialis und Vagus gebunden, obgleich sie durch die Ram. laterales, die sich bis zum Schwanz der Fische hin erstrecken, auch im Bereich dieser Nerven über den ganzen Rumpf und Schwanz in gewissen konstanten Reihen verbreitet sein können. Es finden sich aber neben diesen Reihen von Endhügeln allenthalben in der Haut der Fische knospenförmige Sinnesorgane, welche so angeordnet sind, dass sie nicht wohl von den beiden genannten Gehirnnerven versorgt werden können. Es ist für diese nur eine Innervation von seiten der segmentalen Spinalnerven denkbar. Solche Knospen liegen stets frei in der Epidermis und lassen um die spezifischen birn- und stäbchenförmigen Sinneszellen ebenfalls Stützzellen und Deckzellen als differenzierte Schutzzellen, für jene aus der Epidermis entwickelt, unterscheiden.

Die Nervenendhügel nehmen bei den verschiedenen Fischgruppen eine sehr mannigfaltige Anordnung in der Haut ein. Stets sind sie embryonal oberflächlich in der Epidermis angeordnet. In vielen Fällen behalten sie diese oberflächliche Anordnung bei, in andern Fällen aber senken sie sich mit der umgebenden Epidermis in die Tiefe und liegen in Röhren oder Kanälen, deren spezielle Ausbildung bei Selachiern schon eine sehr verschiedenartige sein kann. Hier bestehen teils lange Kanäle, in deren Verlauf eine grosse Anzahl von Endhügeln verteilt sind, teils sind bläschenförmige Einsenkungen der Epidermis entwickelt, in deren Tiefe mehrere Endhügel sich finden, endlich können auch ein-

zelne Endhügel solche Tieflagerung einnehmen. Dabei bilden in ebenso verschiedener Weise die Hartgebilde der Haut feste Wandungen für diese Organe.

Bei Fischen kommen ferner zeitweise lokale Epidermiswucherungen zur Ausbildung, die vorübergehend sind. Hierzu gehört vor allem der sogenannte Perlausschlag der Knochenfische, der bei männlichen Tieren im Frühjahr zur Brunstzeit auftritt, besonders am Kopf sich zeigt, aber auch am ganzen Körper hervortreten kann.

Dieser Ausschlag ist als eine Erkrankung vielfach beschrieben, auch als sekundärer Sexualcharakter aufgefasst worden. Er besteht anatomisch aus einem lokalen Verhornungsprozess der oberflächlichsten Epidermiszellen, wodurch ein konischer prominenter Zapfen von verschiedener Grösse gebildet wird. Diese Gebilde sind beim Verhornungsprozess in der Haut niederer Wirbeltiere genauer zu berücksichtigen. Verhornungen lokaler Art treten auch in den Hornzähnen der Cyklostomen auf.

Amphibien.

Bei Amphibien verhält sich die Epidermis im Larvenzustande fischähnlich, während sie bei landlebenden Formen nach der Metamorphose Zustände zeigt, welche die Verhältnisse, wie sie bei Amnioten bestehen, vorbereiten.

Da das Larvenstadium stets ein jugendliches ist, so wird man hier auch nicht die Verhältnisse der Epidermis eines ausgewachsenen Fisches erwarten dürfen, vielmehr dort bestehende jugendliche Zustände. Dies prägt sich vor allem in der Schichtung aus.

Die Epidermis der Amphibienlarven hat selten mehr als 3—4 Zellschichten. Stets ist die tiefe Lage eine Cylinderzellenschicht. Darauf folgen eine oder zwei mittlere Schichten kubischer Zellen und den Abschluss bildet eine glatte Zellenlage, deren Elemente einen deutlichen Kutikularsaum tragen. In den mittleren und in der tiefsten Lage sind die Leydigschen Schleimzellen entwickelt: mächtige Gebilde, welche niemals die freie Oberfläche der Haut erreichen. Sie besitzen einen kugeligen central angeordneten Kern, der in dem netzförmig die Zelle durchsetzenden Plasma angeordnet ist. Die netzförmige Verteilung des Plasma kommt zu stande durch Ansammlung heller Schleimtropfen im Zellkörper. Die Plasmastränge, welche den Schleim durchsetzen, gehen über in einen einheitlichen Wandbelag von Ectoplasma, der die ganze Zelle abschliesst. Diese Zellen sind als Drüsenzellen gedeutet worden, sie sollen ihren Schleim an ihrer Oberfläche unmerklich in die intercellulären Räume der Epidermis abgeben, von wo er nach aussen durchsickern soll.

Auch hier finden sich, wie bei Fischen, zahlreiche pigmentierte Bindegewebszellen, sogenannte Chromatophoren, in der Epidermis und zwar mit ihren Fortsätzen allenthalben zwischen den Epithelzellen in den intercellulären Räumen

weiterkriechend. Solche Gebilde kann man leicht als kernhaltige Zellen nachweisen. Auch lymphatische Elemente treten zwischen den Epidermiszellen auf, aber lange nicht so reichlich wie bei Fischen.

Andere Komplikationen fehlen in der Amphibienepidermis während des Larvenstadiums. Vor allem sind nicht verschiedenartige Schleimzellen nachweisbar. Sinnesorgane in der Oberhaut sind dagegen sehr reichlich entwickelt. Sie sind als sogen. Nervenendhügel am Kopf im Gebiete des Trigeminus und Facialis sowie am Rumpf im Gebiet des Ram. later. vagi in drei Seitenlinien angeordnet und sitzen bei der Larve stets in oberflächlicher Anordnung in der glatten Epidermis. Verschieden differenzierte Zellen setzen sie zusammen. Im Centrum des Gebildes liegen die birn- oder stäbchenförmigen Sinneszellen. Die stäbchenförmigen Gebilde sind basal stets kolbig verdickt durch den hier angeordneten Kern, der meist kugelig, ebenso wie bei den birnförmigen Elementen gestaltet ist. Ein prinzipieller Unterschied zwischen diesen beiden Zellformen besteht nicht. Die birnförmigen Zellen liegen höher in der Epidermis, erreichen darum bald die freie Oberfläche und sind infolge dessen kürzere Gebilde als die stäbchenförmigen, die auf der Basalmembran des Epithels direkt aufsitzen und sich durch die ganze Dicke der Epidermis erstrecken müssen, bis sie die freie Oberfläche erreichen. An der freien Oberfläche der Epidermis trägt jede Sinneszelle stets einen kurzen, frei vorstehenden, starren Stift, der als eine Kutikularbildung aufzufassen ist. Um die Sinneszellen sind die benachbarten Epidermiszellen als Schutzgebilde für jene differenziert. Man hat hier sogenannte Stützzellen und Deckzellen unterschieden. Erstere sind sehr lang, spindelförmig, jede Zelle durchläuft die ganze Dicke der Epidermis und da ihre Kerne, von langovaler Form, in verschiedener Höhe in der Zelle angeordnet sind, so wird leicht eine mehrfache Lage von Zellen vorgetäuscht. In den Endhügeln, welche birnförmige Sinneszellen besitzen, schliessen sich unter diesen die Stützzellen dicht zusammen, lassen nur die feinen Nervenfasern zwischen sich zu jenen Zellen emporsteigen. Es liegen deshalb vielfach unter den birnförmigen Zellen noch lange ovale Kerne, die den innersten Stützzellen zugehören. An die langen Stützzellen schliessen sich nach aussen noch kürzere abgeplattete Epidermiszellen an, welche in mehrfachen Lagen übereinander die Stützzellen bedecken, weshalb sie als Deckzellen bezeichnet wurden. An letztere schliessen sich die gewöhnlichen Zellen der Epidermis an. Neben diesen komplizierten Sinnesorganen wurden auch einzelne Stiftchenzellen, ähnlich wie bei Fischen, in der Epidermis der Amphibienlarven beschrieben (Kölliker).

Hautsinnesorgane der Haut.

In der Haut der Anuren fehlen die Leydigschen Zellen. Die Oberhaut erhält hierdurch eine viel gleichartigere Beschaffenheit.

Bei Perennibranchiaten bleiben keineswegs, wie vielfach angegeben wird, die larvalen Verhältnisse bestehen. Vielmehr sehen wir, dass mit der Zunahme der Schichten der Epidermis an der Oberfläche ein oft sehr weit greifender Verhornungsprozess stattfindet (Leydig). Es steht in Bezug auf ihre Gesamtentwickelung die Oberhaut dieser Perennibranchiaten auch weit höher als die Epidermis der Fische, weil bei jenen komplizierte Drüsenbildungen sich entwickeln, die bei Fischen niemals zur Ausbildung kommen. In der Fischhaut sind alle Drüsen einfache Zellen, die im Verband der Epidermis in grosser Zahl aber stets einzeln und selbständig verteilt sind. Es besitzt die Fischhaut nur einzellige Drüsen. Bei Amphibien, auch Perennibranchiaten, kommt es zur Entwickelung vielzelliger alveolärer Drüsen, die in die Tiefe rücken, nur mit engem Ausführgang an die freie Oberfläche ausmünden, mithin aus dem Verband der glatten Epidermis ausscheiden. Es ist dies ein sehr bedeutsamer Fortschritt, den die Epidermis in ihrer Ausbildung macht. Es ist eine weitergehende Differenzierung, Arbeitsteilung. Die Epidermis, die sich damit einer grossen Anzahl von Zellen entledigt, indem sie dieselben zu komplizierten Organen austreten lässt, wird hierdurch gleichartiger, einzellige Drüsen kommen überhaupt von da an nicht mehr in ihr vor. Der daraus resultierende einfache Zustand der glatten Epidermis, die keine Drüsenzellen mehr enthält, ist nur ein scheinbar einfacherer, kein primitiverer, sondern ist der Ausdruck der weiter gediehenen Arbeitsteilung. Die Funktion der Exkretion flüssiger Hautsekrete wird von komplizierten Drüsen geleistet, die aus der Epidermis sich bilden. Die letztere selbst wird hierdurch entlastet. Sie behält nur die Funktion des Schutzes, Abscheidung fester Exkrete und die Sinnesfunktion.

Schutz und Exkretion fester Stoffe gehen im Verhornungsprozess Hand in Hand. Die verhornten Zelllagen dienen als Schutz. Sie werden in der Häutung abgestossen und darin kommt ein Exkretionsvorgang zum Ausdruck. Nach der Häutung werden die verhornten Lagen aus der Tiefe ersetzt.

Hautsinnesorgane dererwachsenen Amphibien.

Die Sinnesorgane erleiden eine Umbildung. Auf dieselbe bin ich in meinen früheren Arbeiten schon näher eingegangen. Jedes einzelne Organ sinkt in die Tiefe und bildet damit einen Knospenfollikel. In der Tiefe sitzt central die Sinnesknospe. Daran schliesst sich die Epidermis, welche den Follikel auskleidet, in charakteristischer Weise. Die Sinneszellen grenzen noch stets an die freie Oberfläche, d. h. sie münden frei mit ihren Stiftchen in der Tiefe eines engen Kanals, dessen Wandung von den tief eingesenkten Stützzellen gebildet wird. Letztere sind stark vermehrt und verhornen. An sie schliessen sich die ebenfalls verhornten Deckzellen an. Dann folgt die Epidermis, welche krater-

förmig die Sinnesknospe überwölbt. Die Oberfläche des Kraters bilden die verhornten Zellen der oberflächlichsten Epidermislage und dieselben biegen am Fusse des Kraters in die verhornte oberflächliche Zellenlage des Knospenfollikels um, welche dann direkt in das Stratum corneum der Epidermis übergeht. Auf dem Gipfel des Kraters hört das Strat. corneum der Epidermis mit freiem Rande auf, wird durchbrochen von den Stützzellen, welche die Sinneszellen umgeben. Am Grunde des Knospenfollikels bildet die Lederhaut bei solchen Organen von Cryptobranchus eine deutliche Papille, durch welche der spezifische Sinnesnerv zu den Sinneszellen tritt und in welcher eine Blutgefässschlinge nachweisbar ist. Das Bindegewebe um den ganzen Knospenfollikel formiert eine Scheide, welche aus derbem Bindegewebe besteht. In dieser verlaufen sensible Nerven zu der Epidermis des Knospenfollikels, die in indirekter Beziehung zu den Stützzellen der Sinnesknospe stehen. Solche Sinnesorgane sind nicht nur bei Perennibranchiaten, sondern auch bei vielen caducibranchiaten Amphibien erhalten und zwar sowohl bei Anuren als bei Urodelen (Daktylethra, Triton, Pleurodeles). Nicht alle Sinnesknospen der Haut sinken in der angedeuteten Weise in die Tiefe. Vielmehr sind sehr verschiedene Arten dieser Gebilde zu unterscheiden. Die Tieflagerung nehmen meist nur sehr grosse Organe ein, deren voluminöse Ausbildung weniger in der mächtigen und zahlreichen Ausbildung der Sinneszellen, als vielmehr in der sehr starken Vermehrung der Stützzellen zu suchen ist. Solche Gebilde sind offenbar ältere Organe, welche besonders beim Übergang zum Landleben die Tieflagerung einnehmen und die Vermehrung der Stützzellen stellt dabei mit der Tieflagerung einen Schutzapparat gegen das Eintrocknen für die empfindlichen Sinneszellen dar, welche erhalten bleiben müssen, weil solche Tiere zu gewissen Zeiten das Wasser wieder aufsuchen, wo diese Organe wieder in ihre alte Funktion treten. Eine grosse Anzahl der Sinnesorganen behalten auch eine oberflächliche Lagerung bei. Dies sind offenbar jüngere Organe, da sie auch ganz den Bau der larvalen Organe besitzen. Sie sind nicht von solchen Massen von Stützzellen umgeben. Ob solche Organe sich aus der Epidermis neu bilden, oder durch Teilung aus vorherbestehenden hervorgingen, ist nicht sicher nachgewiesen. Dass Teilungen an den Sinnesorganen vorkommen, ist vielfach beobachtet worden, und die meisten Beobachter vertreten die Ansicht, dass die Neubildung von Sinnesorganen stets von vorherbestehenden ausgeht. Die speziellere Anordnung dieser Gebilde ist insofern charakteristisch, als sie erstens in Längsreihen am Rumpf auftreten, sodass man drei Seitenlinien unterscheiden kann, eine obere, mittlere und untere. Die obere beginnt im Nacken und läuft seitlich von der dorsalen Mittellinie zum Schwanz hin. Die mittlere liegt an der Bauchseite, geht vom Nacken aus über die Ansatzstelle der vorderen Extremität am Rumpf herunter

und läuft gegen die Ansatzstelle der hinteren Extremität am Rumpf nach hinten, tritt dann auch dorsal über diese weg gegen den Schwanz. Die ventrale geht von der ventralen Halsfläche aus längs der Brust und des Bauches nach hinten und konvergiert mit der anderseitigen gegen die Kloake, sodass sie die einzige ganz ventral angeordnete Linie darstellt. Am Kopf lassen sich ebenfalls verschiedene konstante Reihen der Sinnesorgane unterscheiden, welche dem Verlaufe der Hautäste des Trigeminus entsprechend angeordnet sind.

Nur selten sind die Reihen durch einfache Sinnesknospen gebildet. Gewöhnlich sind von Strecke zu Strecke in der Schicht Gruppen von solchen Organen in charakteristischer Anordnung nachweisbar. Es wurde dies so ausgedrückt, dass die Reihen sich auflösen und nur im allgemeinen nachweisbar sein sollen. Sehr beachtenswert ist, dass ausser diesen in Reihen angeordneten Organen auch andere unregelmässig zerstreut am ganzen Körper gefunden werden, sodass es nicht wahrscheinlich ist, dass alle diese Gebilde am Rumpf vom Ram. lateralis vagi versorgt werden, sondern dass die Vermutung gerechtfertigt ist, dass solche Organe auch von den segmentalen Spinalnerven versorgt werden. Diese Thatsache wäre für später zu erörternde Fragen von sehr grosser Bedeutung.

Verhornung

In der glatten Epidermis tritt nach der Metamorphose bei Caducibranchiaten ein beträchtlicher Verhornungsprozess auf. Die Gesamtdicke der Epidermis hat zugenommen, sodass man 10 und mehr Zellenschichten unterscheiden kann. Die tiefste Lage besteht meist aus cylindrischen Zellen, darauf folgen mehrere Schichten kubischer Zellen und den Abschluss bilden mehrfache Lagen abgeplatteter Elemente, welche dem Verhornungsprozess erliegen. Bei diesem kommt es nicht zur Bildung von Keratohyalin oder Eleidin, sondern es nimmt der Plasmakörper der Zellen allmählich eine glänzende stark lichtbrechende Beschaffenheit an. Feine Körnchen sind dabei zuweilen um den Kern nachweisbar, aber erstens in geringer Zahl, ferner sind sie ebenso in den tiefen, noch nicht verhornten Zellen vorhanden und endlich geben sie nicht die für das Keratohyalin charakteristischen Reaktionen auf Farbstoffe. Die Kerne bleiben stets auch in den oberflächlichsten Zellenschichten erkennbar, büssen auch meist ihr Färbungsvermögen nicht völlig ein.

In der Regel schilfern nicht einzelne Zellen an der Oberfläche ab, sondern es löst sich die oberste Zellenlage als einheitliche Lamelle und wird im ganzen abgestossen. Dieser Häutungsvorgang wiederholt sich in Intervallen bei einheimischen Urodelen und Anuren. Wie dies sich bei Derotremen, verhält weiss ich nicht. Jedenfalls bestehen bei Cryptobranchus sehr viele Schichten verhornter Zellen gleichzeitig.

Zwischen den Zellen der Epidermis besteht eine sehr breite und überall

ausgebildete Intercellularstruktur. In derselben lassen sich zahlreiche feine quer die benachbarten Zellen verbindende Fasern nachweisen. Die tiefste Zellenlage sitzt mit vielen feinen solchen faserartigen Fortsätzen auf dem unterliegenden Corium auf. Die intercellulären Räume sind auch noch zwischen den Zellen der oberflächlichsten Schicht nachweisbar, sie werden hier nur feiner, die Zellen schliessen dichter zusammen. In den Intercellularräumen zwischen den Zellen der tieferen Lage finden sich stets pigmentkörnchenreiche Wanderzellen. Dieselben dringen von der Lederhaut aus in die Epidemis, zwischen deren Zellen ein und führen Pigment in die Oberhaut ein. Sie werden mit Recht als die Quelle eines Teiles des in der Epidermiszellen nachweisbaren Pigmentes betrachtet. Dass nicht alles Pigment von solchen Zellen stammt, sondern dass solches auch vielfach von den Epidermiszellen selbst in ihrem Plasmakörper gebildet wird, aus farblosen Ingredientien, die jene aus dem umspülenden Säftestrom aufnehmen, ist eine durch viele Befunde erwiesene Thatsache. Wir haben demnach zwei genetisch ganz verschiedene Formen von Pigment in der Oberhaut zu unterscheiden.

Die Amphibien suchen auch nach der Metamorphose häufig das Wasser zu gewissen Zeiten, z. B. zur Laichzeit, auf und halten sich auch zu Zeiten, wo sie ein Landleben führen, stets meist an feuchten Plätzen auf, sodass ihre Haut nie eine völlig lufttrockene Beschaffenheit annimmt und immer noch den Charakter einer Schleimhaut beibehält. Es drückt sich dies vor allem in den mächtig ausgebildeten Schleimdrüsen aus, ferner in dem Erhaltenbleiben von Hautsinnesorganen, die ein flüssiges Medium voraussetzen und endlich in dem relativ geringgradigen Verhornungsprozess in den oberflächlichsten Zellenlagen der Epidermis aus; geringgradig besonders im Vergleich mit den höheren Wirbeltierformen. Auch behalten bei Amphibien die obersten Epidermiszellen immer einen feinen Kutikularsaum.

Der Verhornungsprozess ist hier gleich mächtig über die ganze Epidermis verbreitet; konstante Gebilde, wo dieser Vorgang in mächtigerer Ausbildung lokalisiert wäre, sind im allgemeinen nicht vorhanden, nur bei einigen Formen kommt es zur Bildung zahlreicher Hautwarzen, welche als Erhebungen des Corium angelegt sind. Auf diesen bilden sich Hornzapfen aus durch einen stärkeren Verhornungsprozess in den die Papillen deckenden Epidermiszellen. Dieselben sind entweder stets nachweisbar, wie bei vielen Krötenarten, oder sie treten nur bei Männchen zur Brunstzeit auf, um dann wieder zu verschwinden. Sie haben im letzteren Falle die Bedeutung sekundärer Sexualcharaktere.

Die Amphibien stellen, wie in betreff so vieler anderer Organsysteme, so auch hinsichtlich der Haut eine sehr wichtige Wirbeltiergruppe dar, weil man

bei ihnen den Einfluss des Übergangs vom Wasser zum Landleben unmittelbar erkennen kann. Diese Gruppe besitzt denn auch, abgesehen von Schuppengebilden, welche hier ganz fehlen, die verschiedenartigsten Epidermoidalgebilde. Wenn aber Schuppengebilde den heute lebenden Amphibien abgehen, so sind doch viele fossile Formen bekannt, welche mit mächtig entfaltetem Schuppenkleid versehen waren (die Stegocephalen).

Amnioten. Die amnioten Wirbeltiere lassen sich auch nach der Beschaffenheit der Haut in die zwei Gruppen der Sauropsiden und Mammalien sondern. Die ersteren haben stets eine ganz lufttrockene Kutis, während die Haut der Säugetiere, entsprechend dem reichlich entwickelten Hautdrüsenapparat eine feuchtere Beschaffenheit zeigt.

Reptilien. Die Reptilien zeigen einfachere Verhältnisse, von welchen sich die Zustände der Vögel verständlich ableiten lassen, während die Haut der Säugetiere ein von diesen beiden Klassen völlig abweichendes Verhalten zeigt, dagegen den Amphibien viel näher steht. Die Haut der heute lebenden Reptilien ist durchweg mit einem Schuppenkleid versehen. Bei manchen Formen sind Knochenschuppen im Korium entwickelt. Dazu kommt aber die Bildung von Hornschuppen. Diese treten in Konkurrenz mit den Knochenschuppen, welch' letztere rückgebildet werden und bei einer grossen Anzahl von Reptilien gar nicht mehr angedeutet sind.

Die Schuppen der Reptilien sind verschieden gestaltet. Als Grundform kann man solche Schuppen betrachten, die sich dachziegelartig decken, wie bei Schlangen auf deren Rücken. Daneben kommen Platten vor, z. B. am Kopf aller Reptilien, oder Schienen, wie sie am Bauch von Schlangen und Eidechsen nachweisbar sind. Ausserdem finden sich auch gleichmässig höckerförmige, fast konische Schuppen von verschiedener Grösse, wie bei Chamaeleo oder Geckonen auf dem Rücken. Wenn wir von Knochenschuppen im Korium absehen, bestehen überall Hornschuppen. Es zeigt sich, dass der Verhornungsprozess in der Epidermis im allgemeinen sehr intensiv ist. Es wird dadurch eine bedeutende Verdickung der Oberhaut durch Vermehrung der Zellenschichten hervorgebracht. Diese Verdickung ist aber ungleich. Auf der Oberfläche der Schuppen ist sie am mächtigsten und führt hier oft zur Bildung grosser kielförmiger Hornstacheln, z. B. bei Anolis, Sceloporus u. a. An der Unterfläche der Schuppen ist die Schichtenbildung nicht so beträchtlich, ebenso in den Falten zwischen den Schuppen, wenn letztere Höckerform haben. Bei sämtlichen Reptilien bestehen Färbungen der Haut, welche durch Pigmente verschiedener Herkunft und Anordnung bedingt sind. Die mannigfaltigsten Pigmentzellen finden sich in der Lederhaut, welche, in verschiedenen Lagen angeordnet, durch die Gestalt und Lageänderung ihrer Elemente die zuweilen plötzlichen Farbenwechsel verursachen.

Auch in der Epidermis ist vielfach Pigment vorhanden, das zum Teil in den Oberhautzellen gebildet wird, zum Teil aber von den darunter gelegenen Pigmentzellen, welche bis an die Oberhaut heranrücken und ihre Fortsätze in die letztere hinein senden, erst zur Oberhaut hin befördert wird.

Bei den meisten Reptilien kommt es zu periodischen Häutungen, wodurch ein Exkretionsprozess fester Stoffe aus dem Körper stattfindet. Durch diese Häutungen, welche nicht wie bei Amphibien nur eine einfache oberste Zellenlage betreffen, sondern ein aus sehr zahlreichen Schichten bestehendes Stratum corneum beseitigen, wird an der Epidermis eine Schichtung hervorgebracht, die für die Reptilien charakteristisch ist. Vor einer Häutung sind oft schon drei Strata cornea über einander angelegt, die dann auf e i n e m Schnitt zu übersehen sind.

Die Art und Weise des Verhornungsprozesses ist bei Reptilien ebenfalls charakteristisch, worauf ich später näher eingehen will.

Tastflecken.

Bei vielen Reptilien kommen am Kopf und auf den Körperschuppen eigentümliche Organe vor, die man stets als Hautsinnesorgane aufgefasst hat. L e y d i g hat sie als Kopfgruben bei Schlangen und als Becherorgane beschrieben, wonach sie Organe der Epidermis sind, während M e r k e l sie als Tastflecken geschildert hat, bei welchen die sensiblen Zellen als Tastzellen meist im Bindegewebe einer unter der Epidermis gelegenen Koriumpapille angeordnet sind. Auf Reptilienschuppen kommen sie zum Teil zu zweien nebeneinander auf jeder Körperschuppe, nahe dem freien hinteren Rand der Schuppe vor, oft steht nur e i n solches Organ auf jeder Schuppe, bei anderen Formen finden sie sich an Körperschuppen überhaupt nicht, sondern sind auf den Kopf, speziell die Kieferränder beschränkt. Jedenfalls ist an der Stelle dieser Organe die Epidermis in einem kleinen kreisrunden Bezirk anders ausgebildet als in der Umgebung. Die Epidermis ist weicher, oft schichtenreicher, oft auch hat sie geringere Dicke, dann kann ein solcher Bezirk in die Tiefe gesenkt sein. Auf den Bau dieser für die mich hier beschäftigenden Fragen so sehr wichtigen Organe bleibt später näher einzugehen.

Schenkelporen.

Bei einer Gruppe der Reptilien treten ausserdem Bildungen auf, deren phylogenetische Bedeutung noch nicht klargestellt ist. Es sind die bei Lacertiliern bestehenden als Schenkeldrüsen oder Schenkelporen bezeichneten Organe. Charakteristisch ist für sie ihre Anordnung: Sie finden sich in einer einfachen Längsreihe an der ventralen Fläche eines jeden Oberschenkels und jedes der Organe sitzt auf der Mitte einer Schuppe. Die rechte und linke Reihe konvergieren, entsprechend der Anordnung der Oberschenkel, gegen die Schambein-Symphyse. Dass diese Gebilde keine Drüsen sind, sondern Hornzapfen,

hat Leydig bereits angegeben. Er nimmt sie mit den Perlorganen der Knochenfische in Anspruch als Vorläufer der Säugetierhaare. Doch wird diese Anschauung nur als Ansicht ausgesprochen, ohne dass Leydig ihr eine eingehendere Begründung giebt. In Bezug auf Bau und Bedeutung dieser Organe sind noch viele Fragen zu lösen.

Vögel. Wenn wir das Integument der Vögel unmittelbar an dasjenige der Reptilien anschliessen, so ist zuvor hervorzuheben, dass beim ausgewachsenen Vogel durch das Bestehen eines Federkleides eine scharfe Sonderung der Epidermis eingetreten ist. Wir unterscheiden einen wenig verhornten Teil, welcher die ganze glatte Haut der Vögel darstellt. (Diese ist nur homolog dem schwächer verhornten Teil der Reptilienhaut zwischen den Schuppen.) Von diesem getrennt ist der enorm verhornte Teil, welcher in den Federn gegeben ist, die nur dem die Schuppenpapille überziehenden Teil der Epidermis bei Reptilien homolog ist. Auszunehmen von dieser Einteilung ist die Haut auf den Hinterextremitäten der Vögel, wo ein Schuppenkleid wie bei Reptilien erhalten ist.

Betrachtet man die Haut eines jungen Vogelembryo, etwa eines Hühnchens vom 6. Bebrütungstage, so findet man die gleichen Verhältnisse angelegt wie bei Reptilien. Die Haut ist mit Wärzchen besetzt, welche in regelmässigen Reihen (Fluren) angeordnet sind und diese Wärzchen nehmen rasch eine nach hinten geneigte Ausbildung an, so dass sie vollkommen homolog mit Schuppenanlagen der Reptilien erscheinen. Diese Papillen sind von der Epidermis überkleidet, welche ebenso wie bei Reptilienschuppen an ihrer oberen Fläche eine stärkere Zellenvermehrung zeigt als an der unteren. Es ist ferner von grosser Bedeutung, dass die Oberhaut der Vögel der Drüsenorgane vollkommen entbehrt, ebenso wie bei Reptilien. Wie die Bürzeldrüse der Vögel zu deuten ist, bleibt später auszuführen. Die Gebilde, welche bei Vögeln ebenso wie die Schuppenanlagen bei Reptilien sich verhalten, werden bekanntlich zu den Federn herangebildet. Dieselben zeigen den Verhornungsprozess der Epidermis lokalisiert in enormer Weise verstärkt. Diese Gebilde werden zu äusserst komplizierten, für die Klasse der Vögel ganz charakteristischen Organen. Sie sind späterhin tief in die Lederhaut eingelassen, im Federfollikel. Sie besitzen stets eine äusserst mächtige Papille, deren Grundlage von Bindegewebe gebildet wird, in welchem reichliche Blutgefässe und vor allem sehr reichlich Nervenfasern nachweisbar sind. Das überziehende Epithel zeigt seine Elemente sich in enormem Masse vermehrend und einem Verhornungsprozesse verfallen, wodurch der Federschaft und die Fahne gebildet wird, welche bekanntlich aus fest vereinigten Hornschuppen bestehen. Der Schaft geht in der Tiefe in die Spule über, welche in der Lederhaut steckt. Der hier eingesenkte Federbalg zeigt

die Spule der Feder von Scheiden umgeben, welche man als bindegewebige und epitheliale zu unterscheiden hat. Die bindegewebigen sind als Federbalgscheiden zu bezeichnen und stellen Teile der Lederhaut dar, welche eben durch ihre Beziehung zur Feder sich zu mächtigen Lagen entfaltet haben. Die epithelialen Scheiden sind zu unterscheiden als eine äussere oder Wurzelscheide der Feder und eine innere oder eigentliche Federscheide.

Der Weg, den die Feder in ihrer Entwickelung von der ersten schuppenartigen Anlage bis zur fertiggebildeten Feder durchläuft, ist ein höchst komplizierter, insofern bekanntlich die Erstlingsdune einen von der späteren Feder verschiedenen Bau besitzt (Davies). Es kommen vielfach verkümmerte Federbildungen vor, besonders häufig in der Umgebung des Schnabels und solche sind wohl auch in Anspruch genommen worden, bei der Vergleichung von Feder und Haar.

Es ist, wenn man eine Feder für homolog einer Reptilienschuppe hält, zu erwarten, dass bei Vögeln nicht Federn auf Schuppen aufsitzen würden, und doch kommt solches vor. Bei Tauben findet man am Fuss bekanntlich ebenso wie bei andern Vögeln Schuppenbildungen und hier trifft man sehr häufig, dass auf den Laufschuppen je eine Feder mitten darauf sitzt. Dieses eigentümliche Verhältnis ist später näher zu erörtern.

Wenn man die Feder von einer Reptilienschuppe ableitet, so darf man nicht vergessen, dass diese Auffassung viele Verhältnisse im Bau der Feder nicht ohne weiteres verständlich macht. Die ganze Differenzierung der Federfahne ist hierdurch nicht erklärt. Man hat dies seither stets als eine erst vom Vogelorganismus erworbene Einrichtung aufgefasst. Das ist auch ohne Zweifel richtig. Aber es fragt sich, ob bei Reptilien nicht auf den Schuppen Bildungen nachweisbar sind, welche man als die morphologische Grundlage der Differenzierung der Feder betrachten kann. Es würde damit der Weg gezeigt, auf welchem die Feder sich ausbildet.

Das Integument der Säugetiere ist in erster Linie ausgezeichnet durch das Haarkleid. Gerade in der letzten Zeit sind die Haare auf ihre Beziehung zu Schuppen untersucht und in ihrer Gruppenanordnung bei einer grossen Anzahl von Säugetieren geschildert worden. Aus diesen interessanten und wichtigen Verhältnissen ergiebt sich aber doch nur eine topographische Beziehung zwischen Schuppe und Haar, es wird hiermit nichts für die phylogenetische Ableitung der Haare entschieden (Weber, de Meyere, Römer). Säugetiere.

Während ich eine Beziehung zwischen den Haaren der Säugetiere und den Hautsinnesorganen wasserlebender Wirbeltiere hervorhob und darlegte, wie unter einem Funktionswechsel, welcher sowohl den epidermoidalen, als den nervösen Apparat betraf, die Umbildung jener Organe zu Säugetierhaaren erfolgte

und hieraus auch der Bau eines Haares mit seinem Follikel und seinen Nerven völlig verständlich wurde, sind von Leydig die Perlorgane der Knochenfische und die Schenkelporen der Eidechsen als Verläufer der Haare bezeichnet worden.

Zur Erledigung dieser Fragen ist eine erneute Untersuchung der diesbezüglichen Verhältnisse erforderlich geworden.

Das Integument der Säugetiere zeigt in seinem Drüsenreichtum einen viel näheren Anschluss an die Amphibien als an die Reptilien. Die beiden Drüsenformen, welche man als tubulöse und alveoläre unterscheidet, sind sehr verschieden zu beurteilen, auch in ihrer Phylogenese.

Die tubulösen haben einen sehr viel komplizierteren Bau, dadurch, dass sie an ihrer Oberfläche einen Belag von glatten Muskelzellen besitzen. Sie sind es auch allein, welche direkt von den Hautdrüsen der Amphibien abgeleitet werden können.

Ihr Sekret ist ungemein verschieden. Nicht immer ist es ein dünnflüssiges ähnlich dem Schweiss der menschlichen tubulösen Schweissdrüsen. Sehr vielfach besitzt es eine fettige Beschaffenheit. Bei Monotremen sind diese Drüsen sogar zu Milchdrüsen herangebildet (Gegenbaur).

Die Talgdrüsen entbehren des glatten Muskelzellen-Beleges. Sie sind als Hilfsorgane ausschliesslich an den Haarfollikeln ausgebildet. Ihre phylogenetische Ableitung ist noch nicht klargestellt.

Im übrigen hat man bei Säugetieren die glatte Haut, als einen weniger stark verhornenden Teil von den Haarbildungen zu unterscheiden, in welchen ein intensiver lokalisierter Verhornungsprozess stattfindet.

Stellung der Aufgabe.

In dieser Beziehung besteht auch die Notwendigkeit einer Vergleichung zwischen Säugetierhaaren und Vogelfedern. Es ist aber selbstverständlich diese anatomische Thatsache kein Grund die beiden Organe für morphologisch homologe Gebilde zu erklären, und zwar ganz einfach deshalb, weil wir wissen, dass die gesamte Epidermis einer Verhornung fähig ist. Daraus ergiebt sich, dass dieser Vorgang auch an verschiedenen Organen der Epidermis in excessiver Weise auftreten kann. Dies zeigt sich schon bei niederen Formen verwirklicht: eine Hornperle von einem Knochenfisch und ein Hornzahn von Petromyzon sind unter sich ebenso verschieden, wie beide von einer Hornschuppe eines Reptils verschieden sind, darin dass diese Organe alle Horngebilde darstellen, kommen sie überein, im übrigen sind sie aber nicht von einander ableitbar. Diese Überlegung hat man festzuhalten bei der Vergleichung zwischen Vogelfedern und Säugetierhaaren. Beide sind Horngebilde und darin liegt schon, dass

sie physiologisch einander nahe stehen als Exkretionsorgane. Aber auch in anderer Beziehung werden sie damit gleiche Leistungen übernehmen können, besonders als Schutzorgane. Ihre Bedeutung als Exkretionsorgane kann sich nur bethätigen, wenn diese Gebilde von Zeit zu Zeit abgeworfen werden und neue sich an ihrer Stelle entwickeln. Dieser Vorgang des Feder- und Haarwechsels ist gleichbedeutend mit den Häutungen der Reptilien und Amphibien. Aber auch bei Fischen zeigt sich, dass stärker ausgebildete Horngebilde stets periodisch abgestossen und neugebildet werden, so die Perlorgane und die Hornzähne. Wir sehen demnach, dass auch hierin eine Eigentümlichkeit gegeben ist, welche allen verhornten Epidermoidalorganen zukommt. Man darf daraus nicht auf die morphologische Gleichwertigkeit solcher verhornten Organe schliessen. Abgesehen davon haben sich Feder und Haar, jedes in seiner Weise auch wieder zu ganz verschiedenen Leistungen herangebildet. Die Feder spielt als passives Lokomotionsorgan, das Haar als Sinnesorgan eine grosse Rolle. Finden wir hier gleiche und verschiedene Bedeutungen an diesen beiden Organen, ohne damit eine entscheidende Lösung für die Homologie derselben zu erhalten, so fragt es sich, welcher Weg einzuschlagen ist, um eine solche Lösung zu ermöglichen. Hier bietet naturgemäss die Entwickelung und der Bau der Einzelorgane und die Vergleichung mit Epidermoidalorganen niederer Wirbeltiere in Hinsicht auf den Bau und die Verbreitung auf den Körper, den einzigen zuverlässigen Wegweiser. Unter diesem Gesichtspunkt habe ich mir nochmals die Aufgabe vorgelegt, die Frage nach der Ableitung des Haarkleides genau zu prüfen und habe, um die Folgerungen auf eine breitere Basis von Thatsachen zu stellen, die Epidermis in ihrer mannigfaltigen Differenzierung, speziell der Schleim-, Pigment- und Hornbildung, bei sämtlichen Wirbeltieren genauer untersucht. In folgendem will ich zuerst die Beobachtungen und im Anschluss daran die Beurteilung der Letzteren ausführen.

Die für mich aus dem Vorstehenden sich ergebende Hauptfrage ist die nach der Homologie der Integumentalorgane der Wirbeltiere. Das Integument entwickelt zwei Formen von Organen: I. Epidermoidalorgane: Das sind Gebilde, welche sowohl plylogenetisch wie ontogenetisch zuerst ausschliesslich von der Epidermis aus entstehen. Die Lederhaut wird hier erst in Mitleidenschaft gezogen, wenn besondere Einrichtungen zur Ernährung und zum Schutze notwendig werden. Solche Organe sind die Hautsinnesorgane der niederen Wirbeltiere, ferner die Hautdrüsen und es kommen hierzu die Perlorgane der Knochenfische, die Schenkelporen der Eidechsen, sowie die Haare der Säugetiere. Wie sich die Tastkörperchen in ihrer verschiedenen Ausbildung hierzu verhalten, bleibt noch zu besprechen. Bei diesen Organen wird, wie besonders bei Hautsinnesorganen und Drüsen der Ausgangspunkt durch einzelne Epidermiszellen dargestellt, welche

isoliert zerstreut zwischen Oberhautzellen, welche sich nach anderer Richtung differenzierten, angeordnet sind. Für die Drüsen bleibt dieser Zustand bei allen Fischen beibehalten. Wenn kleine Epidermisbezirke ihre Zellen nach einer gleichen Richtung heranbilden lassen, so erhalten wir die Anlagen von Epidermisorganen, wie sie in einfachster Form gewisse Hautsinnesorgane darstellen, und wie sie des Weiteren in den Hautdrüsen der Amphibien geboten sind. Zum Aufbau solcher Organe werden dann noch neben dem Epithelgewebe, welches den integrierenden wesentlichen Teil bildet, andere Gewebe, wie glatte Muskelzellen und Bindegewebe herangezogen, sodass dann Komplikationen sekundärer Art eintreten, welche uns aber die morphologische Grundlage solcher Gebilde, als in der Epidermis gelegen, nicht vergessen lassen dürfen.

II. Integumentalorgane im engeren Sinne sind solche, deren erste Grundlage in Differenzierungen des Korium gegeben ist. Da diese immer zuerst in Erhebungen der Lederhaut bestehen, so wird die Epidermis sofort in gewissem Sinne in Mitleidenschaft gezogen, da sie diesen Koriumerhebungen sich anpassen muss. Sie braucht aber dabei in ihren Elementen nicht weiter differenziert zu sein, sondern kann einen gleichmässigen Überzug über die Koriumpapille bilden, dessen Schichtungen und Differenzierungen der Epidermiszellen sich in nichts unterscheidet von dem Zustande der glatten Oberhaut zwischen den Lederhautpapillen.

Dann kommt es zur Entwickelung von Hartgebilden in der Lederhaut, es entsteht die Koriumschuppe, welche von der Epidermis glatt überzogen wird. So finden wir es bei den meisten Fischen. Bei Knochenfischen beginnt aber schon eine Differenzierung der Oberhaut auf der Schuppenoberfläche. Hierdurch wird angedeutet, wie beim Aufbau solcher Organe auch die Epidermis allmählich teilnimmt.

Der Ausgangspunkt dieser Bildungen bleibt aber immer das Korium. Trotzdem nenne ich solche nicht Koriumorgane, sondern Integumentalorgane, weil wir sehen, dass die bei Fischen nur eben angedeutete Beteiligung der Epidermis an dem Bau dieser Organe bei den Sauropsiden eine grössere Ausdehnung annimmt.

Die sekundäre Beteiligung der Epidermis kommt auch in der Ontogenese dieser sämtlichen Organe stets zum Ausdruck, wenn auch später die mächtigen Horngebilde, welche darauf entstehen, wie in geringem Grade bei Reptilien, in höchstem Masse aber bei der Vogelfeder, das ursprüngliche Lederhautorgan in den Hintergrund drängen. Gewisse Reptilien sind gerade hier von besonderem Interesse, wie z. B. die Blindschleiche, wo wir eine Knochenschuppe in der Lederhaut und eine Hornschuppe der überziehenden Oberhaut nebeneinander bestehend finden,

Unter den Integumentalorganen fasse ich demnach die Schuppenbildungen der Fische, die Reptilienschuppen, die Federbildungen der Vögel sowie die Schuppen gewisser Säugetiere zusammen.

Es schliesst sich an diese Einteilung der Hautorgane die Frage, ob wir in den angeführten Gebilden alle Integumental- und Epidermoidalorgane der Wirbeltiere vor uns haben, oder ob es noch anders geartete giebt und ob sie nach den beiden Rubriken und in welcher Weise zu beurteilen sind.

Dies betrifft erstens die Perlorgane der Knochenfische. Sind dieselben wirklich auf diese Fischgruppe beschränkt, oder finden sie sich auch bei höheren Wirbeltieren? Zunächst sind die Amphibien darauf zu untersuchen. Ferner sind die bei vielen Reptilien bekannten, auf den Schuppen nachweisbaren Flecken und Gruben zu untersuchen und nach ihrer stammesgeschichtlichen Ableitung zu prüfen.

Dabei erinnere ich wiederum daran, dass in sehr vielen Fällen Epidermoidal- und Integumentalorgane, wenn sie gleichzeitig nebeneinander bestehen, naturgemäss in topographische Beziehung zu einander treten. Das eklatanteste Beispiel hierfür liefern uns die auf Schuppen angeordneten Hautsinnesorgane (Endknospen oder Endhügel) bei Knochenfischen. Diese Beziehungen können von grösster Bedeutung werden für die Anordnung gewisser Epidermoidalorgane, von welchen immer eine Gruppe auf jeder Schuppe angeordnet sein kann. Es ist denkbar, dass nach Schwund von Schuppengebilden doch die von letzteren hervorgebrachte Gruppenstellung für jene Organe erhalten bleibt.

Eine Gruppenanordnung auf Schuppen zeigen auch die Perlorgane der Knochenfische am Rumpfe, ebenso die Flecken auf den Schuppen gewisser Reptilien. Gruppenstellungen bei fehlenden Schuppen zeigen die Hautsinnesorgane vieler Amphibien, sowie die Haare der Säugetiere.

Hier giebt es noch viele Verhältnisse, die zu prüfen und zu vergleichen sind. Bei der Vergleichung hat man zu entscheiden, ob es sich um wirkliche Homologieen oder blosse Konvergenzerscheinungen handelt.

Bei der Untersuchung aller diesbezüglichen Befunde habe ich mich nicht auf die betreffenden Organe beschränkt, sondern ich ziehe speziell die Epidermis ganz mit in den Kreis des Beobachtungsmaterials. Denn aus der Bethätigung der Epidermis bei den verschiedenen Wirbeltiergruppen, die sich in ihrem verschiedenartigen Bau ausdrückt, ergiebt sich eine anatomische Grundlage, von welcher aus die speziellen Organe erst mit Sicherheit zu beurteilen sind. Es spielen hier Schleimbildung, Verhornung, Bildung von Pigment, eine wesentliche Rolle.

Bevor wir zu der Schilderung der Epidermis bei den einzelnen Wirbeltieren übergehen, ist es zweckmässig, die allgemeine Einteilung der Epidermiselemente, welche für alle Gruppen die gleiche sein muss, vorauszuschicken. Die Oberhaut sämtlicher Wirbeltiere, mit Ausnahme von Amphioxus, von dem ich hier absehe, ist im ausgebildeten Zustande mehrschichtig. Sie enthält zwei prinzipiell scharf zu trennende Zellformen: 1. wirkliche Epithelzellen und 2. lymphatische oder Wanderzellen, welche möglicherweise nicht aus dem Epithel selbst stammen, sondern vom unterliegenden Bindegewebe eingewandert sind. Sie sind zum Teil pigmentiert.

1. Epithelzellen. Bei allen Wirbeltierformen ist die tiefste Zellenlage eine Cylinderzellenschicht, welche man als Basalschicht bezeichnet. Sie ist phylogenetisch von grosser Bedeutung, indem sie als älteste Lage zu betrachten ist, welche homolog ist der einzigen Epidermiszellenlage bei Wirbellosen. In den höheren Schichten der Wirbeltiere hat man verschiedene Epithel-Zellenformen zu unterscheiden, welche alle aus der tiefsten Lage ableitbar sind. Letztere stellt die Matrixschicht der gesamten Epidermis dar, hat aber ausserdem die wichtige Bedeutung, dass sie die Beziehung zum unterliegenden Bindegewebe vermittelt. Bei vielen Formen, besonders bei Fischen sind bereits Zellen der basalen Schicht in bestimmtem Sinne differenziert.

In den höheren Lagen unterscheiden wir a) indifferente Epidermiszellen, welche meist kugeligen Kern, feinkörnigen Plasmakörper besitzen und niemals die freie Oberfläche direkt berühren. b) Drüsenzellen der verschiedensten Art und in den verschiedensten Stadien der Ausbildung. Sie erreichen im ausgebildeten Zustand stets die freie Oberfläche der Epidermis. c) Kutikula tragende Zellen. Sie finden sich als Schutzzellen bei Fischen nur an der freien Oberfläche, bei Amphibien und Reptilien treten sie vor der Häutung auch in einer tieferen Epidermislage auf. d) Sinneszellen mit ihren Stützzellen, welche die Elemente der Endhügel und Sinnesknospen zusammensetzen. e) Verhornte Zellen, in den verschiedensten Stadien des Verhornungsprozesses. Hierzu sind auch die eleidin- resp. keratohyalinhaltigen Zellen zu rechnen.

2. Lymphatische oder Wanderzellen treten zwischen den Epidermiszellen aller Wirbeltiere auf. Sie sind teils farblos, teils führen sie körniges Pigment in ihrem Zellkörper. Was ihre Verteilung in der Epidermis betrifft, so sind sie meist unregelmässig in allen Schichten verteilt und treten dann vereinzelt auf. Bei vielen Fischen bilden sie dagegen eine kontinuierliche Lage verästelter Elemente, welche gerade über der Basalschicht angeordnet ist.

Bei allen wasserlebenden Wirbeltieren kann man in der Epidermis nicht scharf gesonderte Schichten unterscheiden, vielmehr zeigt die Oberhaut ein buntes

Gemische von verschiedenartigen Elementen. Es bilden sich dabei die Zellen der obersten Lagen ganz allmählich aus den Elementen der tieferen Lagen heraus.

Bei luftlebenden Wirbeltieren kann man hingegen scharf zu trennende Schichten unterscheiden.

In Betreff der Entwickelung der Oberhaut kann man konstatieren, dass die einschichtige Epidermis bei allen Formen den Ausgangspunkt bildet. Daran schliesst sich ein zweischichtiges Stadium, indem eine schützende Lage platter Deckzellen auf der Basalschicht entsteht. Diese Deckschicht wird von der Basalschicht aus gebildet. Im jugendlichen Alter entwickeln sich zwischen Basal- und Deckschicht aus ersterer weitere Zellenlagen, die zuerst lange Zeit spärlich bleiben. Erst bei ausgewachsenen Tieren bestehen sehr zahlreiche Zellenlagen, und zwar findet sich dies ganz ebenso bei wasserlebenden wie bei luftlebenden Tieren.

Cyklostomen.

Die Kutis und speziell die Epidermis der Cyklostomen hat schon lange grosses Interesse erregt durch die eigentümlichen Zellformen, welche in derselben auftreten. Schon Langerhans und Max Schultze haben derselben eingehende Studien gewidmet und ferner hat vor allen Leydig, später Föttinger, Bloomfield die Oberhaut dieser Tiere untersucht. In der Epidermis fielen besonders die grossen von Max Schultze als Kolbenzellen bezeichneten Elemente bei Petromyzon auf. Sie wurden sehr verschieden beurteilt, teils als Sinneszellen, sogar als kontraktile Elemente aufgefasst, bis Leydig ihre Drüsenzellennatur nachwies und seither sind sie von allen Autoren in dieser Weise gedeutet worden. Wir wissen, dass diese Elemente bei Ammocoetes und Petromyzon in der ganzen Oberhaut sehr verbreitet sind. Bei Bdellostoma und Myxine fehlen sie. Neben diesen Elementen kommen Körnerzellen vor, welche in ihren eigentümlichen Formen von Leydig und F. E. Schulze geschildert wurden. Über die Entwickelung der Oberhautelemente der Cyklostomen verdanken wir Föttinger eingehende Angaben.

Auch die Hautsinnesorgane sind genauer untersucht worden und teils als isolirte sogenannte Stiftchenzellen (Kölliker) beschrieben, teils als zusammenge-

setzte Organe (Sinnesknospen oder Endhügel), welche eine charakteristische Reihenanordnung am Kopf und am Körper zeigen, geschildert worden (Langerhans, Merkel).

Betrachten wir die allgemeinen Eigenschaften der Cyklostomenepidermis, so müssen wir sie als eine Schleimhaut bezeichnen. Sie zeichnet sich von der Oberhaut der höheren Fische sehr charakteristisch aus durch das äusserst spärliche Vorkommen, ja fast völlige Fehlen von lymphatischen Zellen zwischen ihren Elementen. Schleimzellen sind in der Epidermis der Cyklostomen sehr mannigfaltig ausgebildet und demgemäss muss das Sekret eine sehr verschiedene chemische und physikalische Beschaffenheit besitzen.

Die Kutis des Cyklostomen ist im allgemeinen glatt, da keine Schuppen bestehen und somit die durch solche bedingten Prominenzen welche bei anderen Fischen vielfach den Bau der Epidermis beeinflussen, hier nicht entwickelt sind. Es kommen indessen Unebenheiten der Oberhaut vor, welche z. B. die durch lokale Verhornungsprozesse bedingten Warzen darstellen (Hornzähne der Mundhöhle). Die Epidermis ist nicht am ganzen Körper gleichmässig differenziert, sondern wir sehen, dass am Kopf, am Rücken, Bauch und den Flossensäumen verschiedene Zustände zur Ausbildung kommen, entsprechend der grösseren und geringeren Entwickelung von Drüsenzellen und Verhornungsvorgängen. Dass Verhornung besonders an den feinen Rändern des Schwanzsaumes auftritt hat schon F. E. Schulze erkannt (vergl. auch Langerhans). Alle die freie Oberfläche begrenzenden Zellen sind mit einem Kutikularsaum versehen, von welchem zwei Teile, ein tiefer dicker fein senkrecht gestreifter und ein oberflächlicher sehr feiner stark lichtbrechender homogener Saum zu unterscheiden sind (Wolff). Solchen Kutikularsaum besitzen auch die Schleimzellen, welche die freie Oberfläche begrenzen.

Wenn ich im Folgenden eine eingehende Besprechung der Oberhaut bei Cyklostomen gebe, obgleich die meisten Verhältnisse bereits bekannt sind, so geschieht es, weil die Zustände hier eine Grundlage für die Befunde bei den höheren wasserlebenden Wirbeltieren abgeben aus dem einfachen Grunde, weil die Cyklostomen die am reichsten differenzierte Oberhaut besitzen. Es ist ferner von Bedeutung, die Epidermoidalorgane zu untersuchen, welche hier zur Ausbildung kommen, das sind Hautsinnesorgane, Zahnbildungen und die Schleimsäcke bei Myxinoiden.

Zur Untersuchung kamen: 1. Bdellostoma heterotrema, ein 68 cm langes Exemplar, 2. Myxine glutinosa, 3. Ammocoetes, 4. Petromyzon Planeri, fluviatilis und marinus, 5) von Petromyzon eine grössere Anzahl von Embryonen und frisch ausgeschlüpften Larven verschiedener Stadien bis zur 7,5 mm Länge.

Bdellostoma: Auf Tafel I, Fig. 1 gebe ich eine Abbildung der Oberhaut vom Rücken eines Bdellostoma, wie sie sich auf senkrechtem Schnitt darstellt. An Rücken- und Bauchfläche, sowie am Schwanzsaum und Kopf verhält sich die Epidermis bei dem mir vorliegenden Exemplar im wesentlichen gleichartig, mit dem einzigen Unterschiede, dass am Kopf und Schwanzsaume die Zellenschichten weniger zahlreich sind. Wie die Abbildung zeigt, besitzt die Oberhaut auf dem Rücken eine sehr beträchtliche Dicke. Sie ist durch eine starke Basalmembran gegen das Korium abgegrenzt.

Man kann zwei Schichten der Oberhaut unterscheiden: 1. eine tiefe Schicht (Stratum profundum s. plasmaticum) und 2. eine oberflächliche Schleimschicht (Stratum superficiale s. mucosum). Die tiefe Schicht geht allmählich in die oberflächliche über. Das Stratum prof. besteht aus 6—10 Zellenlagen, deren Elemente in der tiefsten Lage cylindrisch, in den folgenden spindelförmig sind. Sie besitzen lange ovale Kerne. Die tiefste Lage besteht nicht durchweg aus gleichartigen Cylinderzellen, sondern es treten dazwischen grosse kugelige Gebilde auf (α), welche die Anlage bestimmter grosser Drüsenzellen darstellen. Wir finden, dass in den Zellen der tiefsten Lagen eine reichliche Zellenvermehrung durch Karyokinese stattfindet, man kann hier allenthalben Mitosen in den verschiedensten Stadien nachweisen. Es findet sich demnach in dem Strat. profundum die Ergänzungsschicht des Strat. mucosum. Die Elemente des Stratum prof. besitzen alle feinkörnige Plasmakörper. An der 7.—10. Zellenlage beginnt das Stratum mucosum, indem sich hier zuerst eine sehr charakteristische Differenzierung der meisten Zellen ausbildet. Die meisten Zellen durchlaufen den nun zu besprechenden Differenzierungsprozess, daneben bestehen noch zwei weitere Zellformen, welche mehr vereinzelt, unregelmässig zerstreut zwischen der Masse der kleineren Zellen angeordnet sind und sich durch ihre Grösse auszeichnen, aber auch durch die ganze Art ihrer Differenzierung von jenen verschieden sind. Was zunächst die kleinen Epidermiszellen betrifft, so sehen wir dass diese Elemente es ausschliesslich sind, welche ein Stratum prof. und superficiale der Epidermis bedingen. In der 7.—10. Lage beginnt, wie gesagt, die Umbildung aller dieser Elemente zu Schleimzellen. Dieser Prozess verläuft so rasch, dass von der 10.—13. Lage an, also nach 3 Zellenlagen schon Schleimzellen fertig gebildet sind, welche dann in 10—12 Lagen das Stratum mucosum zusammensetzen. In allen diesen Lagen sind die Zellen ziemlich gleichartig, an Grösse kaum verschieden.

Die Umbildung der indifferenten Zellen zu Schleimzellen findet in der Weise statt, dass in der freien Hälfte der Zelle unmittelbar dem Kern angelagert ein kleiner glasheller Tropfen im Plasmakörper der Zelle auftritt. Die Beziehung

dieses Tropfens zum Kerne ist eine so nahe, dass in allen Fällen der Kern durch denselben eine leichte lokale Abplattung erfährt. In der folgenden Lage hat sich der Tropfen, welcher sich nach Farbenreaktionen als Schleim ergiebt, so vergrössert, dass der Kern eine napfartige Vertiefung an der Stelle seiner Anlegung zeigt. In allen Zellen findet sich der Schleimtropfen in der freien, d. h. der Oberfläche der Epidermis zugekehrten Hälfte des Plasmakörpers angeordnet, während die basale Hälfte der Zelle, in welche hinein der Kern durch den Schleimtropfen gedrängt wird, spitz ausgezogen in einen feinen Faden übergeht, welcher zwischen den tieferen Zellen auf dem Schnitt noch eine Strecke weit verfolgbar ist. In der dritten Lage von der Grenze der tiefen und oberflächlichen Schicht an gerechnet hat sich der Schleimtropfen so vergrössert, dass die ganze Zelle durch ihn aufgebläht erscheint.

Der Kern ist nun ganz abgeplattet und basal angeordnet, wie in einer Becherzelle höherer Wirbeltiere. Der Plasmakörper bildet einen feinen wandständigen Belag, der den ganzen Schleimtropfen umhüllt, auch nach der Oberfläche der Haut zu. Eine solche Schleimzelle ist demnach vollkommen abgeschlossen und ist nach der freien Oberfläche zu abgerundet, während ihr basaler Teil, welcher den napfartigen Kern enthält, unter dem letzteren in einen feinen Faden ausgezogen sich zwischen den Zellen der tieferen Lagen verliert. Die Zellen der folgenden 10—12 Lagen sind nicht kugelig, sondern durch gegenseitigen Druck meist oval, sodass ihr längster Durchmesser zur Epitheloberfläche senkrecht steht. Die Zellen, welche die freie Oberfläche begrenzen, sind dagegen leicht in die Fläche ausgedehnt, abgeplattet und sämtlich mit einem Kutikularsaum versehen, der die oben angeführten beiden Teile unterscheiden lässt. Es ergiebt sich hieraus, dass die Schleimzellen hier, wenn sie an die freie Oberfläche gelangen, nicht zu Becherzellen sich öffnen und ihren Schleim abgeben, sondern dass sie ihren Schleim behaltend und einen Kutikularsaum bildend längere Zeit unverändert die oberste Zellenschicht der Epidermis darstellen. An vielen Stellen konnte ich erkennen, dass dann eine Abgabe des Schleims nur in solcher Weise erfolgt, dass die ganzen Zellen der obersten Lage sich ablösten, nachdem die Zellen der darunter liegenden Lage Kutikularsäume entwickelt haben. Dass der glashelle Inhalt der Zellen wirklich Schleim ist, wurde durch Färbung mit Methylenblau und Hämatoxylim nachgewiesen. Sehr schön blau färbte sich der Inhalt, wenn man mit Hämatoxylin überfärbte und dann mit Säurefuchsin-Pikrinsäure auswusch resp. differenzierte und nachfärbte, wobei auch die übrigen Elemente eine charakteristische Färbung annahmen. In ihrer Färbung stimmen demnach, wie aus zahlreichen Litteraturangaben hervorgeht, und wie ich bei der Oberhaut der Knochenfische noch aus-

führen werde, die Schleimzellen der Oberhaut von Bdellostoma vollkommen mit den bei höheren Fischen vorhandenen Schleim- und Becherzellen überein.

Ausser den seither besprochenen Elementen finden sich, wie gesagt, noch zwei grosse Zellformen in der Epidermis von Bdellostoma, welche beide als Drüsenzellen aufgefasst werden müssen.

Die eine Form stellt grosse flaschenförmige Elemente dar, welche 2—3 mal so gross sind wie die kleinen Zellen und langgestreckt erscheinen. Sie besitzen einen basal angeordneten, nicht sehr abgeplatteten, sondern quer ovalen Kern und ihr ganzer Zellkörper ist erfüllt mit kleinen stark lichtbrechenden Tröpfchen, welche bei der oben ange ührten Färbung mit Hämatoxylin und folgender Säurefuchsin-Pikrinsäure-Behandlung einen hellgelben Farbenton annehmen. Die Zellen fand ich nur zwischen den Elementen des Stratum mucosum unregelmässig und nicht sehr zahlreich zerstreut. Ihre Entwickelung erfolgt aus den indifferenten Zellen des Strat. profundum und zwar erscheint der Unterschied gegen die kleinen Zellen erst an der Übergangsstelle des Strat. prof. ins Strat. mucos. An den Elementen, welche sich zu den flaschenförmigen Körnchenzellen entwickeln, entsteht nicht ein glasheller Tropfen in der freien Zellhälfte unmittelbar dem Kern angeschlossen, wobei der Kern eine Abplattung erführe, sondern der Kern behält zunächst seine langovale Form, wird höchstens etwas kürzer rundlich, sodass er sich der Kugelform nähert. Der Plasmakörper wird der freien Hälfte der Zelle entsprechend vergrössert, erscheint nicht mehr so dicht trübkörnig, wie in den Zellen des Strat. profundum, sondern wird heller, lässt aber eine geringe Zahl äusserst feiner Körnchen erkennen. Auf Taf. I, Fig. 1 ist eine solche Zelle angedeutet. In der Folge vergrössert sich die Zelle rasch. Der Kern nimmt Kugelform, dann eine querovale Gestalt an und liegt basal.

Die Körnchen in der freien Hälfte der Zelle haben sich vermehrt und vergrössert und erfüllen das ganze Plasma gleichmässig. In den oberflächlichen Schichten der Strat. mucosum zeigen diese Elemente, die sich durch 2—3 Zellenlagen erstrecken, das oben beschriebene Verhalten. Wenn eine solche Zelle die freie Oberfläche erreicht, so öffnet sie sich, entleert ihren körnigen Inhalt nach aussen und wird dann ganz abgestossen.

Fragen wir nach dem chemischen Verhalten des körnigen Inhalts genannter Zellen, so stehe ich nicht an ihn als eine modifizierte Schleimform zu betrachten. Wir kennen von Wirbellosen (Würmern, speziell Hirudineen) und bei vielen höheren Wirbeltieren Schleimdrüsenzellen und Schleimdrüsen, deren Zelleninhalt ein ebenso körniger ist, wie bei genannten Zellen. Bei der genannten Doppelfärbung färbt sich solcher Inhalt stets gelb. Makroskopisch ergiebt sich

das Sekret solcher Zellen und Drüsen stets als ein schleimiges. Wenn wir somit der Färbung nach in dem Sekret solcher Zellen auch einen anderen Stoff als einfaches Mucin erblicken müssen, so können wir ihn doch nur als eine Modifikation desselben auffassen, dadurch zu Stande gekommen, dass dem Schleim noch andere Stoffe beigemischt sind, welche ihn in chemischer Beziehung komplizieren und physikalisch auch in anderer Form in der Zelle auftreten lassen, als einfacher Schleim in der Regel erscheint. Über die feinere Natur dieses Stoffes habe ich keine weiteren Studien angestellt, da Solches ausserhalb des Rahmens dieser Arbeit liegt, die sich lediglich mit morphologischen Fragen beschäftigt.

Die andere Form der grossen Zellen in der Epidermis von Bdellostoma unterscheidet sich in vielen wesentlichen Punkten von den zuletzt beschriebenen Gebilden. Sie sind im ausgebildeten Zustand die grössten Zellen der Oberhaut. Ihre Form ist kugelig oder leicht oval. Sie erstrecken sich durch 4—5 Zellenlagen der Höhe nach und besitzen eine Breite von ca. 4 kleinen Schleimzellen. Man hat drei Teile an ihnen zu unterscheiden: 1. den Kern. Derselbe ist central oder excentrisch angeordnet, oft basal, besitzt eine querovale unregelmässige Gestalt, färbt sich sehr intensiv. Er ist 2. von hellem Plasma umgeben, welches von ihm strahlenartig zur Oberfläche der Zelle nach allen Richtungen verläuft. Diese Plasmafäden durchsetzen den zweiten Teil der Zelle, welcher das Sekret enthält. Von den genannten grösseren Plasmastrahlen geht ein feines Wabensystem aus, in dessen Maschen kleine Tropfen einer glashellen Substanz abgelagert sind, welche die Hauptmasse der Zelle darstellen. 3. Findet sich an der Oberfläche der Zelle eine Lage homogener, sich ziemlich dunkel färbender Substanz, welche die ganze Zelle gleichmässig umgiebt. Die Bedeutung dieser drei Teile lässt sich aus der Entwickelung einer solchen Zelle beurteilen, welche man auf den meisten Schnitten vollkommen übersehen kann.

Man findet völlig ausgebildete Zellen sowohl im Stratum profundum als auch im Stratum mucosum. Sie liegen vereinzelt und nicht sehr zahlreich zwischen den kleinen Elementen, ebenso wie die flaschenförmigen Körnchenzellen. Ihre Entwickelung vollzieht sich in den tiefsten Lagen des Stratum profundum. Schon in der tiefsten Lage der Oberhaut, welche direkt dem Korium aufsitzt, treten zwischen den einfachen gleichartigen Cylinderzellen grosse kugelige Elemente auf, die ein sehr charakteristisches Verhalten zeigen und wie sich aus Vergleichung mit höheren Schichten ergiebt, die Anlagen der grossen Schleimzellen darstellen. Ihre Kugelform rührt daher, dass in unmittelbarer Umgebung des central angeordneten Kerns eine breite helle Zone besteht, welche von feinen körnigen Fäden durchsetzt wird. Letztere gehen vom Kern aus und verlaufen zur Ober-

fläche der hellen Zone, die durch einen scharfen Kontur von der oberflächlichen Plasmazone der Zelle abgegrenzt ist. Die letztere ist ziemlich breit und fein granuliert, unterscheidet sich in nichts von dem Plasmakörper der angrenzenden indifferenten Epidermiszellen. In der 2.—4. Lage des Strat. profundum finden sich die weiteren Entwickelungstadien dieser Zellen. Die ganzen Gebilde werden hier grösser, der Kern behält seine ursprüngliche Grösse, dagegen hat sich sowohl die helle Zone in direkter Umgebung des Kerns, als auch die periphere körnige Plasmazone verdickt. Besonders ist es die helle Zone um den Kern, welche zunimmt. Sie wird nicht mehr von einfachen Plasmafäden durchzogen, sondern es stellt sich schon die Andeutung eines Wabensystems ein, wie an den beiden isoliert dargestellten Zellen, Taf. I, Fig. 1γ, zu erkennen ist. Die helle Zone um den Kern ist bedingt durch das Auftreten einer glashellen Substanz im perinukleären Plasma. Diese Substanz tritt in Tropfenform auf und die Tropfen vermehren sich rasch. Dadurch wird der Zustand der fertigen Zelle erreicht. Die ganze Zelle bläht sich auf. Der Kern behält seine ursprüngliche Grösse, geht nur von der kugeligen in eine querovale Form über. Die periphere Plasmazone wird verdünnt und verliert ihre feinkörnige Beschaffenheit, sie wird homogen und färbt sich dunkler als die Plasmastränge, welche die sekrethaltige grösste Zone der Zelle durchziehen. Solche Zellen habe ich nicht bis zur freien Oberfläche verfolgen können, ich kann deshalb auch über ihr schliessliches Schicksal nichts Positives aussagen. Möglich, dass sie wie die Leydigschen Zellen der Amphibienlarven, mit welchen sie eine gewisse Ähnlichkeit haben, immer eine tiefe Anordnung behalten. Was das Verhalten ihres hellen Inhaltes gegen Farbstoffe betrifft, so ist es verschieden von den früher beschriebenen Zellformen, insofern er bei der Hämatoxylin- und Säurefuchsin-Pikrinsäure-Färbung ganz farblos bleibt. Hierin stimmen sie, wie wir sehen werden, wieder mit den Leydigschen Zellen der Amphibienlarven überein. Auch hier mag es sich um ein von gewöhnlichem Mucin etwas verschiedenes, schleimartiges Sekret handeln.

An Rücken und Bauchfläche gelangen bei Bdellostoma niemals indifferente Epithelzellen zur freien Oberfläche, sondern alle Elemente ändern sich in Schleimzellen einer der drei genannten Formen um.

Papillen der Lederhaut.

Im allgemeinen zeigt sich die Basalfläche der Epidermis bei Bdellostoma glatt und durch eine derbe Basalmembran gegen das Korium abgegrenzt. Hiervon kommen aber bedeutsame Abweichungen vor. Die Basalmembran besitzt eine beträchtliche Dicke und erscheint ganz homogen. An den doppelgefärbten Objekten nimmt sie einen dunkelvioletten Ton an.

An allen Schnitten, seien sie der Haut vom Rücken, der Seite oder dem Bauch entnommen, finden sich von Strecke zu Strecke lokale Unterbrechungen

der basalen Membran. Diese treten in verschiedener Weise auf und können Veranlassung zu Papillenbildung geben.

In vielen Fällen, ja in den meisten, ist das Verhalten, wie ich es auf Taf. I, Fig. 9, andeute. Die Basalmembran ist nicht glatt durchbrochen, sondern stülpt sich eine Strecke weit ins Epithel vor und endet dann mit zugeschärftem Rand. Über diesem Rand hängen die hier liegenden tiefsten Epidermiszellen direkt mit dem Korium zusammen. An einer solchen Stelle findet sich stets ein Blutgefäss und es hat den Anschein, als gebe dasselbe ein kleines Ästchen ins Epithel ab, das zwischen die Zellen der Epidermis eintrete. Mit voller Sicherheit kann ich dies nicht angeben, da ich an dem alt konservierten Objekt feinere Injektionen nicht ausführen kann und solche sind zur sicheren Entscheidung notwendig. Ob Nerven in Begleitung der Arterien hier verlaufen, kann ich ebenfalls nicht entscheiden. Jedenfalls ist die angeführte Einrichtung eine derartige, dass eine direkte Verbindung der Epidermiszellen mit den Teilen des Korium geboten wird. Mögen hier nun Blutgefässe, Lymphbahnen oder Nerven oder alle diese Gebilde in die Oberhaut verlaufen. An Stelle solcher einfachen Durchbrechungen der Basalmembran finden sich seltener wirkliche Koriumpapillen (vergl. Taf. I, Fig. 7). In solche buchtet sich die Basalmembran mit ein, sie besitzt aber stets eine Durchbrechung innerhalb der Papille und zwar meistens seitlich, wie dies angezeichnet ist, nicht an der Spitze der Papille. Auch in diesen Papillen konnte ich stets Blutgefässe nachweisen, dagegen Nerven nicht mit Sicherheit.

Diese Unterbrechungen der Basalmembran mit und ohne Papillenbildung sind ungemein zahlreich, ich muss ihnen eine sehr grosse Bedeutung zuschreiben in morphologischem wie physiologischem Sinne. Darauf bleibt bei der allgemeinen Besprechung der Hautpapillen zurückzukommen.

Schleimsäcke.

Schleimsäcke: Bdellostoma besitzt bekanntlich an der Seite des Körpers jederseits eine Reihe von grubenförmigen Öffnungen, durch welche man in einen weiten Sack gelangt, der mit eigentümlichen Zellen erfüllt ist. Diese Organe sind schon von Johannes Müller beschrieben worden. M. hat darauf hingewiesen, wie sie bei Bdellostoma in die Tiefe unter die Rumpfmuskulatur gesenkt sind, während sie bei Myxine subkutan, also oberflächlicher angeordnet sind.

Das Epithel der Oberhaut senkt sich in einen engen Kanal ein, welchen es auskleidet. Dabei nehmen die Schichten ab und die Zellen werden gleichartig. Wenn sich dann der Kanal in den weiten Sack öffnet, so geht das auskleidende Epithel in die Wandung des Sacks kontinuierlich über, seine Zellen aber werden beträchtlich verändert. Sie bilden zwei Zellformen, welche das ganze Lumen des Sackes ausfüllen: 1. grosse Schleimzellen, welche sich durchaus ebenso

verhalten wie die gleichgenannten Zellen der Epidermis. Es sind grosse Gebilde mit centralem Kern und von diesem ausgehend bildet das Plasma ein feines Wabensystem, dessen Hohlräume mit hellem Schleim erfüllt sind. Im Inneren des Sacks sind die Waben oft aufgelöst und der Schleim der benachbarten Zellen konfluiert zu einheitlicher Masse. 2. Ausser diesen Zellen finden sich in ziemlich gleicher Menge jene eigentümlichen Fadenzellen im Schleimsack. Grosse ovale Gebilde, welche im Centrum einen Kern mit einem oder zwei grossen Nukleolen besitzen. Der ganze Zellkörper wird dargestellt durch einen stark lichtbrechenden aufgewundenen Faden, der dicht zusammengeknäuelt erscheint. Da zuweilen diese Zellen zerreissen, so lockert sich der Faden und man erkennt, wie er in den unverletzten Zellen dicht verpackt ist. Bei der oben angeführten Doppelfärbung nehmen die Schleimzellen eine blassblaue, die Fadenzellen eine intensiv hellgelbe Farbe an, wodurch sie sich scharf unterscheiden lassen. An dem vorliegenden Exemplar sind die Schleimsäcke dicht mit den geschilderten Zellen erfüllt, dieselben treten durch den Kanal an die freie Oberfläche heraus, wo sie ebenfalls leicht nachweisbar sind. An der Wand des Sackes finden sich die jüngsten noch am wenigsten ausgebildeten Schleim- und Fadenzellen, es besteht aber auch hier keine indifferente Matrixschicht mehr, sondern die hier unmittelbar der bindegewebigen Hülle des Sacks anliegenden Zellen sind nur kleiner, als die im Inneren des Sacks liegenden, sind aber immer schon als Schleim- oder Fadenzellen charakterisiert.

In diesen Organen, die in ihrer Anordnung schon von Joh. Müller genau beschrieben und seither mehrfach geschildert wurden (Leydig, Föttinger u. a.), haben wir Exkretionsorgane vor uns, durch welche ganze Zellen, nachdem sie eine spezifische Umwandlung durchgemacht haben, abgestossen werden.

Von zusammengesetzten Hautsinnesorganen war es mir unmöglich, bei dem mir vorliegenden Exemplare von Bdellostoma etwas nachzuweisen. Am Kopfe verlaufen mächtige Nervenäste des Trigeminus zur Haut und in die grossen Bartfäden in der Umgebung des Mundes, ich konnte aber, so viele Schnitte ich auch anfertigte, keine Sinnesknospen auffinden. Es mag darum diese Frage hier eine offene bleiben.

Myxine: Die Oberhaut von Myxine besitzt an den mir vorliegenden Objekten von Myxine australis lange nicht so zahlreiche Schichten, wie bei Bdellostoma. Man kann ebenfalls ein Stratum profundum oder plasmaticum und ein Stratum superficiale oder mucosum unterscheiden.

An den Objekten, die mir zur Verfügung standen, war die Oberhaut nicht

überall mehr vorhanden, da wo sie sich noch vorfand, war sie aber sehr gut konserviert und es liessen sich alle Details daran studieren. Ich wähle Schnitte aus der Seitenwand des Rumpfs, etwa in der Körpermitte (Taf. I, Fig. 2). Die ganze Oberhaut besitzt eine Dicke von 6—8 Zellenlagen. Man hat auch hier indifferente Epidermiszellen, die meist kleine Gebilde mit körnigem Plasmakörper und ellipsoidem oder kugeligem Kern versehen, darstellen und ferner kleine und grosse Schleimzellen, sowie Körnerzellen zu unterscheiden. Die tiefste Zellenlage besteht, da wo sie nicht durch die grossen Schleim- und Körnerzellen beeinflusst wird, aus regelmässigen Cylinderzellen. Die Zellen dieser tiefsten Lage sind aber zum Teil schon zu den Anlagen der beiden letztgenannten grossen Zellformen differenziert. An die indifferent bleibenden tiefen Zellen schliessen sich kugelige oder oft spindelförmig abgeplattete Zellen in 2—3 Lagen an, und diese machen dann in den 3 oberflächlichsten Lagen die gleiche schleimige Umbildung durch, wie bei Bdellostoma. So entsteht ein aus 3 Lagen bestehendes Stratum mucosum, dessen Elemente kugelige Schleimzellen mit basalem Kern zeigen. Die oberflächlichste Zellenlage besitzt auch hier den deutlichen aus 2 Schichten bestehenden Kutikularsaum: die tiefe Schicht ist dick, fein senkrecht gestreift, blass gefärbt und mattglänzend, die oberflächliche Schicht ist sehr fein homogen, glashell und stark lichtbrechend. Zwischen diesen kleinen Oberhautzellen liegen die zwei Formen grosser Zellen. 1. grosse Schleimzellen. Sie besitzen meist eine kugelige oder eiförmige Gestalt im ausgebildeten Zustand. Im Centrum liegt ein Gebilde, welches kernähnlich aussieht. Dasselbe zeigt ein sehr verschiedenes Verhalten. In einer Zelle, die noch nicht ganz fertig gebildet ist, stellt es eine kugelige Masse dar, deren Oberfläche in unzählige feine Spitzen ausgezogen erscheint. In der Mitte dieser Kugel liegt ein rundliches dunkelgefärbtes Körperchen. Die ganze übrige Substanz der Kugel zeigt eine fein wabige Struktur, der Inhalt der Wabenzellen erscheint glashell. Die Wabensepten sind blass rötlich gefärbt und gehen an der Oberfläche der Kugel in einen wenig dichteren äusseren Beleg der Kugel über, der als Kernmembran aufgefasst werden kann. Die Bedeutung der feinen Spitzen lässt sich aus Vergleichung mit jüngeren und älteren Stadien dieser Zellen klarstellen. Ihre Deutung wird ferner sicher gestellt durch die Vergleichung mit ähnlichen Zellen bei Petromyzon und Bdellostoma. Die feinen Spitzen erstrecken sich eine kleine Strecke weit in die Masse des übrigen Zellkörpers hinein. Der letztere zeigt eine homogene Struktur, ist blassrötlich gefärbt. Zuweilen ist in ihm ein feines Fadenwerk zu erkennen. Die Oberfläche dieser Zellen lässt eine feine Lage körnigen Plasmas nachweisen und darum folgt eine dünne glänzende Zellmembran, welcher abgeplattete Epidermiszellen festangelagert sind.

Der interessanteste Bestandteil der grossen Schleimzellen ist der central angeordnete Kern, der eine Oberfläche wie ein Stechapfel besitzt. Von ihm wird nämlich die Bildung der homogenen Masse, welche den ganzen Zellkörper erfüllt, beherrscht. Es lässt sich dies leicht nachweisen, wenn man die jüngsten dieser Zellen untersucht. Dieselben liegen stets zwischen den Elementen der tiefsten Cylinderlage. Ich habe eine solche auf Taf. I, Fig. 2 bei a abgebildet. Es war das in meinen Schnitten die jüngste Zelle, welche ich mit Sicherheit als frühes Stadium der grossen Schleimzellen deuten konnte. Bei noch jüngeren war es stets zweifelhaft, ob Schleim- oder Körnerzellen aus ihnen werden. Jedenfalls beweisen aber die Befunde, dass diese Gebilde alle aus den Epithelzellen der tiefsten Epidermisschicht hervorgehen. Die Zelle bei a lässt 5 Teile unterscheiden. Zu äusserst eine feine homogene Zellmembran. Daran schliesst sich zweitens eine dünne Lage von körnigem Plasma. Auf dieses folgt drittens die homogene Schleimsubstanz, welche von feinen Plasmafäden durchsetzt wird und diese treten alle radiär zum vierten Teil, dem feinwabigen Gebilde, welches einen grossen dunkelgefärbten, unregelmässig gestalteten Körper als fünften Teil einschliesst. Die Frage, die man sich zunächst vorlegt, ist die: Welches Gebilde stellt den Kern dieser Zelle dar? Ist wirklich der ganze fein wabige Teil im Innern der Zelle, oder ist der dunkelgefärbte Körper, den er einschliesst, allein der Kern? Ich muss mich zu der letzteren Ansicht bekennen. Ich halte den kleinen dunklen Körper für den Kern, an welchen sich ein feinwabiges Endoplasma anschliesst. An der Oberfläche des Endoplasma bersten fortwährend die kleinen Bläschen, welche seine Waben zusammensetzen und mischen sich mit dem vorher gebildeten Schleim, den sie vermehren. Der ganze Vorgang der Schleimbildung spielt sich hier in folgender Weise ab. An einer indifferenten Epidermiszelle mit ovalem Kern und feinkörnigem Plasmakörper treten Teile der Kerne in das umgebende Plasma aus und regen eine perinukleäre Schleimbildung an. Dadurch wird ein schleimhaltender Zellkörperteil und ein feinkörniges Ektoplasma unterscheidbar. Nun treten immerfort Kernsubstanzteile ins Plasma, rascher als sie durch Vereinigung mit dem Endoplasma zu Schleim umgebildet werden können. So entsteht um den Kern ein wabiges Endoplasma, welches Teile der Kernsubstanz enthält und an dessen Oberfläche findet fortwährend eine allmähliche Weiterbildung von Schleim unter Berstung der kleinen, das Endoplasma zusammensetzenden Bläschen statt. Hierdurch wird einerseits der Schleim vermehrt und dadurch die Zelle vergrössert, andererseits das wabige Endoplasma allmählich aufgebraucht, wenn der Kern sich aller disponiblen Substanz entledigt hat und so verschwindet allmählich unter Schleimbildung das Endoplasma und der Kern und es bleibt ein unregelmässiger Schollen von Kernrest in der Zelle

liegen. Diese allmähliche Bildung des Schleimes ist in Taf. I, Fig. 2 a—c abgebildet. Bei e ist eine solche Zelle, wie sie vor ihrem Austreten aus der Oberhaut sich darstellt. Sie gelangt dann zur freien Oberfläche (f), öffnet sich hier und ihr Inhalt wird ausgestossen. Somit sind diese grossen Schleimzellen der Myxine als wirkliche Drüsenzellen aufzufassen.

Die zweite Form der grossen Drüsenzellen wird bei Myxine durch die Körnerzellen dargestellt. Dieselben bilden sich aus der tiefsten Epidermiszellenlage und sitzen lange Zeit direkt der Epithelbasis auf. Sie sind kolbenförmig, ei- oder flaschenförmig. Sie besitzen stets einen nahe der Basis liegenden eiförmigen Kern. Der Zellkörper ist dicht mit feinen stark lichtbrechenden Körnern erfüllt. Die feinsten liegen unmittelbar um den Kern und hier färben sie sich noch rot, gegen die freie Oberfläche der Zelle werden die Körnchen grösser, stark glänzend und bleiben in Karmin ungefärbt, in Pikrinfuchsinlösung werden sie gelb. Dass der Kern bei der Bildung dieser diffus im Plasma verteilten Körnchen sich beteiligt, ist nicht ausgeschlossen, dies geht aber nie soweit, dass der Kern eine Destruktion erführe, wie dies bei den Schleimzellen der Fall war. Der Kern unterscheidet sich in keiner Beziehung von den Kernen der indifferenten Epidermiszellen. Es ist gerade so gross wie bei diesen, also nur im Verhältnis zur Grösse der ganzen Zelle kleiner. Dass diese Zellen wirkliche Drüsenzellen darstellen, ist leicht nachweisbar. Sie bleiben lange Zeit der Epithelbasis angeheftet. Dann lösen sie sich aber von derselben, erreichen, in die Höhe rückend, schliesslich die freie Oberfläche, wo sie sich öffnen und ihren Inhalt ausstossen (Taf. I, Fig. 2 f und g).

Hautsinnesorgane konnte ich an dem mir zur Verfügung stehenden Objekte ebensowenig nachweisen, wie bei Bdellostoma, doch will ich darum nicht behaupten, dass sie wirklich fehlen.

Petromyzon.

Petromyzon: Die Oberhaut von Petromyzon ist schon häufig beschrieben worden. Wie die Epidermis der Myxinoiden bei den verschiedenen Arten ungleich differenziert erscheint, so weicht auch ihr Bau bei Petromyzon wesentlich von den Verhältnissen bei Myxinoiden ab.

Petromyzon fluviatilis, ausgewachsenes Tier: Die Oberhaut lässt am Kopf, am Rücken und Bauch, sowie an den Flossensäumen verschiedenes Verhalten erkennen.

Am Kopf war mir besonders der Mundrand von grossem Interesse.

Rückenhaut: (Taf. I, Fig. 3) die Oberhaut besteht aus 10—12 Zellenlagen, an welchen indessen nicht wie bei Bdellostoma ein Stratum prof. und

mucosum zu unterscheiden ist. Die Hauptmasse der Zellen wird durch kleine Elemente dargestellt, welche den Gebilden im Strat. prof. von Bdellostoma gleichen. Die tiefste Zellenlage besteht auch hier aus gleichartigen Cylinderzellen. Daran schliessen 4—5 Lagen spindelförmiger Gebilde und in den oberen Lagen besitzen die Zellen eine mehr polyedrische, oder kubische Gestalt. Besonders die Zellen, welche die freie Oberfläche begrenzen, stellen eine regelmässige Lage kubischer Zellen dar, welche alle einen deutlichen Kutikularsaum besitzen. Der Plasmakörper aller dieser Zellen behält bis zu der oberflächlichsten Lage seine feinkörnige Struktur bei, lässt keine Schleimablagerung erkennen. Es erfahren also hier nicht wie bei Bdellostoma alle Zellen der Oberhaut mit dem Aufrücken zur freien Oberfläche eine schleimige Umwandlung. Dagegen treten am Kern sehr häufig Veränderungen auf, die wohl als Vakuolisierung gedeutet werden müssen. Es bildet sich ein kleiner heller Tropfen an einer Stelle der Kernoberfläche innerhalb der Kernmembran. Unter Vergrössung dieses Tropfens wird der kugelige Kern abgeplattet und der grösste ursprünglich von ihm ausgefüllte Raum wird von dem hellen Tropfen eingenommen, dem der Kernrest kappenartig aufsitzt. Diese Vakuolisierung des Kerns ist in Zellen aller Lagen nachweisbar, tritt aber in den oberflächlichen Lagen zahlreicher auf. Die Kernkappe sitzt dem Tropfen bald nach der freien Oberfläche, bald seitlich, bald basal auf. In chemischer Beziehung muss ich diesen Tropfen als Schleim bezeichnen. Ich schreibe seinem Auftreten deshalb eine grosse Bedeutung zu, weil es klar beweist, wie der Kern bei der Schleimbildung in der Zelle direkt beteiligt sein kann, ja der ausschliessliche Schleimbildner sein kann, während der Plasmakörper sich ganz passiv verhält.

Ich fasse diese Vakuolisierung als Rest einer Schleimbildung auf, die insofern mit den bei Bdellostoma geschilderten Vorgängen an den kleinen Schleimzellen vergleichbar ist, als sie deren Anfangsstadium darstellt, welches hier sich auf den Kern beschränkend, bestehen bleibt, während es dort weitergehend auf den Plasmakörper übergreift.

Der K u t i k u l a r s a u m liess überall die zwei auch bei Myxinoiden angeführten Teile unterscheiden, einen tiefen dickeren mattglänzenden, der feine senkrechte Streifungen zeigt und einen oberflächlichen, sehr feinen, homogenen und stärker lichtbrechenden, welcher den freien Abschluss bildet.

Die I n t e r c e l l u l a r s t r u k t u r ist stets sehr deutlich an Chromessigsäure- und Sublimatpräparaten zwischen den indifferenten Epidermiszellen zu erkennen. Es sind schmale Lücken zwischen den Zellen, durch welche quere Verbindungsfäden von einer zur benachbarten Zelle verlaufen.

Diese indifferenten Zellen stellen aber nicht die einzigen Gebilde der Ober-

haut dar. Sie bestehen sogar nicht einmal immer in dieser gleichmässigen Weise. Sie können vielmehr eine schleimige Umwandlung erfahren, ähnlich wie bei Bdellostoma. Sie sind in der Rückenhaut, aber nur einzeln und unregelmässig zerstreut angeordnet. Wir kämen damit zu der zweiten Gruppe von Oberhautzellen, den Schleimzellen, welche bei Petromyzon in noch mannigfaltigerer Form auftreten, als bei Myxinoiden.

In der oben geschilderten Rückenhaut fand ich nur zwei Formen von solchen Zellen und zwar grosse Körnchenzellen und die bekannten Kolbenzellen. Die Körnchenzellen haben hier nicht Flaschenform, sondern sie sind oval oder kugelig und besitzen an ihrem basalen Ende feine Fortsätze, welche bis zur Basalmembran des Epithels verfolgbar sind (Leydig, F. E. Schulze u. a.). Diese Zellen sind in allen Lagen des Epithels nachweisbar, am zahlreichsten sind sie allerdings unmittelbar unter der oberflächlichsten Zellenlage. Sie besitzen einen central- oder leicht excentrisch angeordneten kleinen kugeligen Kern und ihr ganzer Zellkörper ist dicht mit feinen starklichtbrechenden Körnchen erfüllt, welche wie in den flaschenförmigen Zellen der Myxinoiden in der Hämatoxylin-Fuchsinpikrinsäure-Doppelfärbung einen hellgelben Ton annehmen. Um jede solche Zelle ist eine Anzahl abgeplatteter indifferenter Epidermiszellen cirkulär, gleichsam als Deckzellen angeordnet.

Die Entwickelung dieser Zellen erfolgt in der untersten Zellenlage der Epidermis. Hier bleiben die Zellen, wenn sie im Epithel in die Höhe rücken, mit mehreren dünnen Fäden haften. Letztere zeigen somit den Weg an, welchen die emporrückenden Zellen zurückgelegt haben. Es ist dies natürlich nicht so zu verstehen, dass diese Körnchenzellen selbständig zwischen den anderen Epidermiszellen aufrücken, sondern sie gelangen mit den benachbarten Zellen allmählich in die höheren Lagen. Während aber die indifferenten Epithelzellen, die durch Teilung aus der tiefsten Zellenlage hervorgehen, sich von dieser ablösen und beim Aufrücken ihre Verbindung mit der Epithelbasis aufgeben, stellen die Körnchenzellen differenzierte Zellen der tiefsten Zellenlage selbst dar und als solche bewahren sie, indem sie mit den umgebenden Zellen in die Höhe rücken, stets ihren Zusammenhang mit der Basalfläche des Epithels.

Ganz dasselbe Verhalten zeigen die grossen Kolbenzellen, die schon so häufig beschrieben und immer verschieden gedeutet wurden (Max Schultze, Langerhans, Leydig, Föttinger). Sie finden sich in grosser Anzahl in der Epidermis der Nackengegend und stehen in vorliegenden Schnitten alle mit breitem Fusse auf der Basalfläche des Epithels. Sie sind die grössten Elemente der Epidermis, haben kolbenförmige Gestalt und lassen zwei scharf zu trennende

Teile unterscheiden: 1. einen centralen plasmatischen Teil, der strangartig durch die Längsachse der Zelle zieht und aus feinkörnigem Plasma besteht, welchem die zwei kugeligen Kerne eingelegt sind. Letztere sind meist dicht zusammengelagert, bald in der Tiefe, bald in der Mitte, bald im Kolben der Zelle nachweisbar. Zuweilen sind sie auch getrennt, der eine liegt basal, der andere nahe dem Kolbenrande der Zelle. Der axiale Plasmateil der Zelle erstreckt sich in der Regel nicht durch die ganze Länge des Gebildes. Er reicht nicht bis zur Basis, sondern ist auf die oberen zwei Drittel des Kolbens beschränkt. Während er im mittleren Drittel meist einen feinen Faden darstellt, erweitert er sich im Kolben der Zelle zu einer beträchtichen Plasmamasse. Wenn hier die Kerne liegen, sind sie nebeneinander angeordnet, im unteren dünneren Teil liegen sie stets übereinander. Der axiale Plasmateil erreicht meist die freie Oberfläche des Kolbens. Der letztere ist bei vielen Zellen einfach abgerundet, in vielen Fällen aber zieht sich hier die Zelle zu einem spitzen Faden aus, welcher sich zwischen die Elemente der oberflächlichen Epidermislagen fortsetzt, um hier spitz zu endigen. 2. Die Hauptmasse der Kolbenzellen bildet der periphere Teil, den man als Sekretmantel bezeichnen kann. Er ist stark lichtbrechend, zeigt feine konzentrische Streifungen, zuweilen ist er auch ganz homogen. Er färbt sich mit der oft erwähnten Doppelfärbung intensiv gelb, während der centrale Plasmateil ungefärbt bleibt. Durch die Untersuchungen von Max Schultze wissen wir, dass diese periphere Substanz der Kolbenzellen sich zwischen zwei gekreuzten Nichols eigentümlich verhält, sodass sie jedenfalls zum Teil doppellichtbrechend ist. Was haben diese Zellen, welche von einer Lage abgeplatteter indifferenter Epidermiszellen belegt sind, für eine Bedeutung? Ich rechne sie im Anschluss an Leydig und Föttinger zu den Drüsenzellen der Oberhaut, aus Gründen, welche erst nach Besprechung ihrer Entwickelung und Vergleichung mit ähnlichen Zellen anderer Fische ausgeführt werden können. Die Entwickelung und das Schicksal dieser Zellen konnte ich an den vorliegenden Schnitten aus der Nackengegend nicht beurteilen. Die Zellen waren zwar verschieden gross, aber auch die kleinsten zeigten schon völlig den charakteristischen Bau. Ferner lagen alle Zellen in der Tiefe der Oberhaut, keine einzige erreichte die freie Oberfläche, auch nicht diejenigen, welche an ihrem kolbigen freien Ende mit einem feinen Fortsatz zwischen die oberflächlichen Zellenlagen weiterreichen.

Anders gestalten sich die Verhältnisse, wenn wir einen Hautschnitt von der seitlichen Bauchwand, etwa der Mitte des ganzen Tieres entnommen, untersuchen (Taf. I, Fig. 4). Hier findet man erstens die indifferenten Zellen nicht so gleichartig, wie am Rücken, auch bilden sie nicht die Hauptmasse der Epidermis, die vielmehr durch die reichlich entwickelten Körnchen- und Kolbenzellen dargestellt

wird. Die indifferenten Epidermiszellen sind in der tiefen Lage cylindrisch, darauf folgen mehrere Lagen spindelförmiger Zellen, welche langgestreckt, sich zwischen die Kolbenzellen einschieben und durch letztere vielfach stark abgeplattet werden. In den obersten Lagen erleiden diese kleinen Elemente eine schleimige Umwandlung, die sehr verschiedene Grade erreicht. Der Kern spielt dabei eine wesentliche Rolle. Es bildet sich stets ein kleiner Schleimtropfen unmittelbar dem freien Ende des Kerns angelagert. Dieser Tropfen vergrössert sich und dadurch wird der Kern abgeplattet und erhält eine basale Anordnung. Das körnige Plasma bildet eine mehr oder weniger breite oberflächliche Zone der Zelle. So können Gebilde entstehen, die ganz den Zellen des Strat. mucosum von Bdellostoma gleichen. Solche liegen zerstreut zwischen den Körnchenzellen. Die freie Oberfläche wird zum Teil von solchen kleinen Schleimzellen begrenzt, welche mit Kutikularsaum versehen sind. Oft sind aber diese Zellen ganz eigentümlich differenziert in einer Weise, die an andern Körperstellen, z. B. an den unpaaren Flossensäumen und an der Umgebung der Mundöffnung eine grosse Rolle spielt. In solchen Zellen findet sich ein grosser Kern, der über die Hälfte des Volums der ganzen Zelle ausmacht. Der Kern ist durch eine deutliche Kernmembran abgeschlossen und besitzt ein grosses intensiv gefärbtes Kernkörperchen, das zuweilen kugelig, zuweilen stäbchenförmig und dann gekrümmt erscheint. Der übrige Kerninhalt besteht aus einem feinen Wabensystem, in dessen Maschen eine helle schleimartige Substanz abgelagert ist. Der Plasmakörper ist dunkler und feinkörnig. Nach der Doppelfärbung erscheint das Kernkörperchen violett, das Wabennetz des Kerns rötlich, sein Inhalt wasserhell. Der Plasmakörper ist blassviolett. Diese Zellen besitzen einen doppelten Kutikularsaum, einen tiefen dicken gestrichelten und einen oberflächlichen feinen homogenen. — Die Körnchenzellen sind sehr reichlich zwischen den oberflächlichen Epidermislagen entwickelt, zeigen genau den schon oben geschilderten Bau und lassen ihre gegen die Basis verlaufenden Fortsätze überall leicht nachweisen. Die Kolbenzellen sind ebenfalls sehr zahlreich und man erkennt, dass sie nicht alle mit breitem Fuss auf der Epithelbasis aufsitzen, sondern mit den umgebenden Zellen in die Höhe rücken und noch eine Zeit lang einen dünnen, oft geschlängelten Stiel bis zur Basis des Epithels erkennen lassen. Dieser löst sich dann ab und der Kolben rückt zur freien Oberfläche empor, wo er nach aussen abgestossen wird. Mit dieser Darstellung bestätige ich die Befunde von Leydig und Föttinger, welche die Kolbenzellen ebenfalls als Drüsenzellen auffassten. Föttinger hat die Art, wie sie abgestossen werden, auch abgebildet.

Ganz ähnlich ist die Epidermis auch nahe der ventralen Mittellinie der Petromyzonten gebaut. Man kann keine deutlichen Schichten unterscheiden, da

die grossen Kolbenzellen in ihrer dichten Anordnung sich fast durch die ganze Dicke der Oberhaut erstrecken. Die kleinen Epidermiszellen lassen aber in ihren oberflächlichen Lagen eine schleimige Umwandlung erkennen, wenn auch meist nicht ein abgrenzbares Stratum mucosum nachweisbar ist. Hierzu bemerke ich noch, dass bei manchen Individuen die Umbildung der kleinen Epidermiszellen an Rücken und Bauch gleichartiger und intensiver auftritt, sodass dann trotz den Kolben- und Körnerzellen ein Stratum profundum und Strat. mucosum zu unterscheiden ist. Es mag sein, dass dieser Unterschied durch die Jahreszeiten bedingt wird. An den im Frühjahre konservierten Tieren fand ich stets das Verhalten, wie ich es oben schilderte.

An den unpaaren Flossensäumen verhält sich die Oberhaut in charakteristischer Weise, was wohl auf die infolge der stärkeren Bewegungen bedingten grösseren mechanischen Insulte zu beziehen ist. Der dorsale Saum ist höher als der ventrale, lässt aber die gleichen Verhältnisse erkennen. Dem ventralen Saum sind die Taf. I, Fig. 10 und Taf. II, Fig. 3 entnommen. Taf. II, Fig. 3 entstammt der Seitenfläche des Saumes, Taf. I, Fig. 10 ist dessen freiem Rande entnommen. Sowohl die Körner- als die Kolbenzellen nehmen an Zahl hier bedeutend ab und fehlen im Rande des Saumes gänzlich. Dadurch erhält die Epidermis ein gleichmässigeres Aussehen. Ihre Zellen lassen aber Umänderungen erkennen, welche sowohl den Kern als den Plasmakörper, als auch die Intercellularstruktur betreffen. Betrachten wir zuerst die Fig. 3 der Taf. II. Man kann hier, wo die ganze Oberhaut nur aus kleinen Epidermiszellen besteht, wieder deutlich ein Stratum profundum s. plasmaticum und Stratum superficiale s. mucosum unterscheiden. An Tieren, die im April getötet und in Sublimatlösung konserviert wurden, zeigt sich nach der oben erwähnten Doppelfärbung, dass die beiden Schichten allmählich in einander übergehen. Hervortretend ist, dass die Intercellularstrukturen sehr breit und deutlich ausgebildet sind. Die Zellen der tiefsten Lage sind cylindrisch und besitzen meist kugelige Kerne. Letztere sind sehr gross, enthalten einen oder zwei grosse Nukleolen. Der Kern, durch eine deutliche Membran begrenzt, zeigt eine Wabenstruktur, wie ich sie oben schon in den oberflächlichsten Zellen beschrieben habe. Der ganze Kern ist blass rötlich gefärbt, die Nukleolen sind violett. In den folgenden Zellenlagen, deren Elemente unregelmässig polyedrische Form besitzen, zeigen die Kerne noch das gleiche Verhalten. Der Plasmakörper ist feinkörnig und blass violett gefärbt. So verhält es sich in den 4—6 unteren Zellenlagen, welche das Stratum profundum bilden. In dieser Schicht stellen die Intercellularräume schmale helle Spalten dar, welche von den feinen Verbindungsfäden der benachbarten Zellen sehr gleichmässig durchsetzt sind. Sie erscheinen heller als die Plasmakörper der Zellen. Von

Schleimbildung.

der sechsten Zellenlage an treten die ersten Andeutungen einer schleimigen Umbildung der Zellen auf. Es bildet sich auch hier dem Kern angeschlossen, an dessen der freien Oberfläche zugewandten Konvexität eine kleine cirkumskripte Stelle im Plasmakörper aus, welche sich dunkelblau färbt. Hierdurch erfährt der Kern eine leichte Abflachung an dem bezeichneten Punkte. An dieser abgeflachten Stelle zeigt der Kern noch eine wichtige Besonderheit. Hier erscheint nämlich die Kernmembran sehr verdickt (vergl. Taf. II, Fig. 3a). Es mag dies daher rühren, dass ein Teil der hellen Tröpfchen, welche den Kern erfüllen, durch die Kernmembran in das Plasma getreten sind. Dann liegen sie im Plasmakörper ausserhalb des Kerns und die dichtere Kernsubstanz, welche das Wabenwerk bildete, fliesst hier zu einer dicken Lage zusammen. Es wird durch die Abgabe einiger kleiner Tropfen auch die Abflachung des Kerns verständlich.

Eine andere Frage ist die, ob der nun dem Kern angelagerte dunkelblaue Tropfen nur aus den aus dem Kern ausgetretenen Tröpfchen besteht; dies muss ich verneinen; denn 1. färbt sich diese Substanz neben dem Kern dunkelblau, während der Inhalt des Kerns ganz hellrötlich erscheint; ferner 2. ist das Volum des neben dem Kern liegenden Schleimtropfens beträchtlich grösser als die unter Abflachung des Kerns zu Stande kommende Verkleinerung des Kerns beträgt. Man kann danach nur annehmen, dass der aus dem Kern austretende helle Stoff im Plasmakörper die Bildung des Schleims verursacht, Kern und Plasma wirken hierbei zusammen. Dies wird noch klarer durch die höheren Zellenlagen bewiesen. In dem zuletzt geschilderten Zustande lässt eine solche Epidermiszelle drei Teile unterscheiden: 1. den Kern, der, abgesehen von der Abflachung an seiner der freien Oberfläche zugewandten Konvexität, noch den alten Bau zeigt. 2. einen Schleimtropfen, blau gefärbt, feinkörnig, dem Kern an der bezeichneten Stelle angeschlossen. 3. den indifferenten Plasmakörper, der ein körniges Aussehen bewahrend blassrot gefärbt ist und die periphere Zone der Zelle bildet. Die Intercellularräume verhalten sich hier ebenso wie zwischen den Zellen der tiefen Schichten.

In der nächst höheren Zellenlage wird an der abgeflachten Stelle des Kerns die dicke Schicht der etwas dunkler gefärbten dichten Kernsubstanz, die wie eine Verdickung des Kernmembran erscheint, durchbrochen (Taf. II, Fig. 3b) und es tritt nun der helle Inhalt des Kerns, die feinen Tropfen, rasch in den Plasmakörper über, vereinigen sich mit dem zuerst schon gebildeten Schleimtropfen. Dabei schrumpft die Masse des Kerns zusammen. Die Wabenstruktur verschwindet (c, d, e der gleichen Figur). Der dunkle Nukleolus bleibt stets erkennbar. Er ist umgeben von einer unregelmässig geformten, dichten, dunkel

gefärbten Masse, die den Kernrest nach Abgabe sämtlicher hellen Tropfen darstellt (e der angeführten Figur).

Nun breitet sich der schleimhaltige Teil des Zellkörpers weiter aus, der Kern schrumpft zusammen, während die oberflächliche Plasmazone noch ihr altes Verhalten zeigt.

Eine Epidermiszelle in diesem Stadium stellt sich wesentlich anders dar, als die zuletzt geschilderte. Man hat zu unterscheiden 1. einen Kernrest, der central oder excentrisch liegt und aus einem unregelmässig gestalteten Chromatinballen besteht, dem noch ein dunkler Nukleolus eingelagert ist. 2. einen indifferenten Plasmateil, der einen oberflächlichen feinkörnigen Belag bildet. Zwischen beiden findet sich 3. die Schleimzone der Zelle, welche durch das Zusammenwirken des Plasmakörpers und des Kerns zu stande kam und aus einer Anzahl Schleimtröpfchen besteht, die von feinen plasmatischen Septen durchsetzt ist. 4. An der Oberfläche der Zellen hat sich eine dicke dunkelgefärbte Schicht gebildet, eine feste Zellmembran, die von grosser Bedeutung ist. Die Intercellularstruktur zwischen den tiefsten Zellenlagen zeigte weite helle Räume, von sehr zarten Verbindungsfäden zwischen den benachbarten Zellen durchsetzt. Hier zwischen den oberflächlichen Zellen ist der intercelluläre Raum sehr verengt, besteht nur aus einer feinen hellen Linie zwischen den Zellen, sodass man bei diesem wasserlebenden Tier, wo eine Verengung dieses Raumes durch Austrocknung ausgeschlossen ist, zur Annahme berechtigt ist, dass eine pericelluläre Membran an der ganzen Oberfläche der Zelle gebildet wurde, welche eben in den intercellulären Räumen liegt und diese zum grossen Teil ausfüllt. An einfach in Boraxkarmin gefärbten Objekten erscheint diese Zellmembran hell, gelblich, starklichtbrechend. Hier erscheint sie dunkelviolett gefärbt und glänzend. An defekten Stellen der Schnitte erkennt man, dass diese Zellmembranen, die deutlich doppeltkonturiert sind, sehr feste Hüllen sein müssen. Bei zerrissenen Zellen sehen sie starr an der Oberfläche hervor, als feste Lamellen. Diesen dicken Zellmembranen schreibe ich deshalb eine grosse Bedeutung zu, weil sie die erste Andeutung eines **Hornmantels der Zelle** darstellen. Diese mit dicken Hornmembranen umgebenen Zellen schliessen dicht zusammen, ein breiteres intercelluläres Lückensystem besteht hier nicht mehr. Wenn wir zur freien Kuppe des ventralen Flossensaumes weiter gehen (Taf. I, Fig. 10), finden wir hier, dass die Umbildung der Epidermiszellen zu Schleimzellen unterbleibt, die Intercellularstruktur macht aber die oben angeführten Umänderungen durch. Die Kerne der oberflächlichsten Zellen zeigen noch als grosse, fast die ganze Zelle ausfüllende Gebilde eine wabige Struktur und enthalten ein oder zwei Kernkörperchen. Der Plasmakörper ist sehr klein und gleichartig feinkörnig. An der gesamten Ober-

Erste Verhornung.

fläche der Zellen hat sich auch hier eine dicke Zellmembran gebildet, welche homogen, dunkelviolett gefärbt und stark lichtbrechend erscheint. Die Membranen der benachbarten Zellen sind nur durch feine helle Linien von einander getrennt. Sie vereinigen sich nicht zu einheitlicher Intercellularsubstanz, weil sie offenbar von vornherein einen zu festen Aggregatzustand besitzen, sodass ein Zusammenfliessen ausgeschlossen ist. An der oberflächlichsten Zellenlage erkennt man, dass die Zellmembran unmittelbar in den gestrichelten tieferen Teil des Kutikularsaumes an der freien Oberfläche übergeht.

Kutikula. Dies führt mich zu einer Deutung des morphologischen Wertes gewisser Kutikularsäume mit ihren beiden Theilen. Physiologisch ist es ja leicht verständlich, dass eine Zelle an der Fläche, mit welcher sie die freie Oberfläche begrenzt, sich mit einem festen Überzuge versieht. Es erscheint aber morphologisch von Bedeutung, dass ein anatomisches Substrat auch bei den in der Tiefe liegenden Zellen schon vorgebildet ist. Wenn die oberflächlichen Zellen abgestossen werden, treten die nächst unterliegenden in direkte Beziehung zum umgebenden Medium. Die Ablösung der Zellen erfolgt natürlich an der Grenze zwischen den Membranen der oberflächlichsten und darunterliegenden Zellen. Es war aber diese starre Intucellularsubstanz von feinen Plasmafäden durchzogen, welche die tiefere mit der oberflächlichen Zelle verbanden. Diese Fäden werden abgerissen und es dringt das flüssige Plasma durch die Intercellularstruktur zur freien Oberfläche durch, bildet hier eine freie Schicht, welche zur äussersten homogenen Kutikula erstarrt, während darunter der gestrichelte Kutikularsaum als Rest der Intercellularstruktur, die zur freien Oberfläche gelangte, aufzufassen ist. Dass diese Deutung nur für gewisse Kutikularsäume gilt, wie sie gerade hier bei Petromyzon am Schwanzsaume bestehen, ist selbstverständlich. Dass solche Säume zuweilen niemals intecellulär gewesen sind, ergiebt ihr Bestehen bei der embryonalen einschichtigen Epidermis der Petromyzonlarven. Übrigens ist dabei zu berücksichtigen, dass eine jede Zelle sich an ihrer ganzen Oberfläche mit einer Kutikula umgeben kann, die, im Falle die Zellen zusammengelagert bleiben, als Intercellularsubstanz fest werden, oder weich bleiben kann. Diese Substanz wird immer von feinen Plasmafäden durchsetzt. Gelangt sie an die freie Oberfläche, so erstarrt sie und verdickt sich unter dem mechanisch und chemisch reizenden Einfluss des umgebenden Mediums.

Eine ähnliche Ausbildung wie an den unpaaren Flossensäumen erfährt die Oberhaut in der Umgebung der Mundöffnung. Hier kann man auch bei Untersuchung der in der Mundbucht stehenden Hornzähne die Art und Weise des Verhornungsprozesses genau verfolgen.

An der Oberlippe erkennt man, dass die Epidermis sehr schichtenreich ist und dass hier im wesentlichen die gleichen Verhältnisse, wie bei dem unpaaren Flossensaum bestehen. Die Zellen der tiefen Lagen besitzen grosse Kerne mit einem bis drei Nukleolen, und wabigem Bau Der ganze Kern ist mit hellen Tröpfchen erfüllt. Es findet in den oberflächlichen Lagen genau die gleiche schleimige Umwandlung der Zellen statt unter Eröffnung des Kerns, wie am Flossensaum. Ebenso bildet sich unter Verengerung der Intercellularsäume eine dicke Zellmembran aus, die sich hier aber meist nicht dunkel färbt, sondern hell und starklichtbrechend bleibt. Nehme ich einen Schnitt durch die Oberhaut der Mundbucht und zwar durch einen Hornzahn, so finde ich ganz klar, wie der Verhornungsprozess hier zuerst von der Zellmembran ausgeht. Die Zellmembranen entstehen als feste starre Hüllen der einzelnen Zellen, die Plasmakörper sind feinkörnig und gleichartig. Die Intercellularstruktur erscheint zuerst breit und wird von sehr klaren feinen Verbindungsfäden der Zellen durchsetzt. Gegen die freie Oberfläche zu, etwa in der 8. Zellenlage, bildet sich eine hellgelb gefärbte oberflächliche Schicht um jede Zelle. Diese stellt eine dicke Hornmembran um jede Zelle dar. Zugleich mit ihrem Auftreten verschwindet auch die durch das Bestehen von feinen Verbindungsfäden zwischen benachbarten Zellen bestehende feine Strichelung der Intercellularstruktur. Die Intercellularräume sind homogen geworden. Weitere Verhornung.

Der Kern erfährt bei diesem Prozess ebenfalls eine Veränderung. Er besitzt in den tiefen Lagen, wo noch keine Andeutung des beginnenden Verhornungsprozesses besteht, eine rundliche Gestalt. Im Innern liegt ein grosser kugeliger Nukleolus, darum zeigt die Kernsubstanz deutliche Wabenstruktur und die abschliessende Kernmembran tritt scharf hervor.. Die Septen der Kernwaben sind blassviolett gefärbt, während ihr Inhalt glashell erscheint. In der Schicht, wo die erste Andeutung einer Verhornung in Form einer starklichtbrechenden hellgelb gefärbten Zellmembran eintritt, sieht man, wie die Kernmembran zerstört wird und der Inhalt der Kernwaben ins Plasma austritt in Form grösserer wasserheller Tröpfchen. Das Wabennetz des Kerns schrumpft um den Nukleolus zusammen und bildet einen unregelmässig zackigen Kernrest.

Man kann jetzt an der Zelle vier Teile unterscheiden: 1. den centralen Kernrest, 2. darum die innere Plasmazone mit den hellen durch Brechung der Kernmembran ausgetretenen Tropfen, 3. die feinkörnige äussere Plasmazone und 4. die dicke blassgelb gefärbte Zellmembran, welche die erste Hornsubstanz darstellt.

In den folgenden Schichten sehen wir wie der Teil, den ich als Zellmembran gedeutet habe, sich beträchtlich verdickt, er engt nicht nur den Inter-

cellularraum ein, sondern verbraucht auch den Zellkörper, den er erfüllt. Nur die hellen vom Kern abgegebenen Tropfen bleiben bestehen und sind selbst noch in den oberflächlichsten Hornlagen zu erkennen. In den Intercellularräumen vereinigen sich die Hornmäntel der benachbarten Zellen nur scheinbar zu einer einheitlichen Masse.

Die Hornsubstanz, wenn sie fertig gebildet ist, zeigt eine völlig homogene Beschaffenheit. Es sind ihr nur von Strecke zu Strecke die feinen hellen Tröpfchen, welche aus den Kernwaben hervorgingen, eingelagert, während der geschrumpfte übrige Kernrest geschwunden ist und der gesamte Plasmakörper der Zelle zur Bildung der Hornsubstanz aufgebraucht wurde. Die ganze Hornlage hat eine eigentümliche Struktur. Der an Stelle der Intercellularräume und Zellmembranen gebildete mächtigste Teil stellt ein breites Wabenwerk von Hornsubstanz dar, an welchem man die ursprünglichen Zellterritorien noch deutlich abgrenzen kann. Von diesen breiten Hornlamellen gehen feine netzartige Stränge aus, welche die Räume früherer Zellen durchsetzen. Diese Netze oder richtiger gesagt, feineren Waben kommen dadurch zustande, dass nicht alle Teile der Zelle zu Hornsubstanz werden, sondern die hellen Tropfen, die aus dem Kern austreten, erhalten bleiben. Ihr Bestehen lässt, da sie stets in Gruppen zusammenliegen, welche jede einer früheren Zelle entstammt, die Zellterritorien stets deutlich erkennen.

Es ist eine eigentümliche aber sicher bedeutungsvolle Thatsache, dass gerade diese hellen Tropfen, die der Kern in den Plasmakörper ausstösst, allein erhalten bleiben. Sie werden scheinbar durch den Verhornungsprozess gar nicht berührt. Ich möchte hier nur einen Schluss daraus ziehen, nämlich den, dass Kern und Plasma in der Thätigkeit der Zelle nicht immer zusammen wirken müssen, wie dies bei der Schleimbildung offenbar der Fall ist, sondern dass sie zuweilen Gegensätze darstellen. Der Plasmakörper bildet sich chemisch physikalisch um, der Kern geht dabei naturgemäss atrophisch zu Grunde, gewisse Stoffe von ihm bleiben aber erhalten und mischen sich nicht mit den zu Hornsubstanz werdenden Teilen des Plasmakörpers. Bei der Frage des Verhornungsprozesses höherer Wirbeltiere komme ich hierauf zurück.

Der Verhornungsprozess verläuft bekanntlich nicht fortwährend gleichartig weiter an den Hornzähnen, sondern sistirt nach Bildung eines beträchtlichen Hornzapfens. Derselbe sitzt dann mit scharfer Grenze auf der unterliegenden Epithelschicht auf.

Letztere besteht aus grossen polyedrischen Zellen mit feinkörnigem grossem Plasmakörper und grossem rundlichem Kern mit deutlicher Wabenstruktur. Die

Intercellularlücken sind sehr breit und von queren Verbindungsfäden der Zellen durchsetzt.

Die Hornzähne in der Mundhöhle der Cyklostomen sind bekanntlich insofern verschiedener Natur, als die bindegewebige Papille, welche einem solchen Gebilde zur Unterlage dient, bald aus gewöhnlichem sehr saftreichen faserigen Bindegewebe mit Nerven und Gefässschlingen besteht, bald einen hyalinen Knorpelhöcker darstellt. Solche Zahngebilde sind vielfach beschrieben und abgebildet worden (Beard, Behrends, Känsche, Jacoby). Von Interesse sind die grossen Zellen in den Zähnen der Myxinoiden, von Behrends als Pokalzellen bezeichneten Elemente, welche Beard geradezu als den Odontoblasten der höheren Wirbeltiere homologe Zellen erklärte. Behrends lässt sie Dentin und Schmelz abscheiden. Dieser Angabe ist schon mehrfach widersprochen worden. Die Pokalzellen gehören den mittleren Epidermislagen an, es sind grosse Elemente, von Behrends genau abgebildet. Sie bilden einen ganz scharf abgrenzbaren Bezirk in der Zahnbildung, ich kann sie anatomisch nur vergleichen mit den grossen Zellen unter den Hornzapfen der Perlorgane bei Knochenfischen, die später zu besprechen sind. Die in der Tiefe liegenden Pokalzellen haben schon aus dem Grunde mit Odontoblasten gar nichts gemein, weil sie nicht in der Pulpa, sondern in der Epidermis sich bilden. Auch können sie nicht Schmelz an der oberflächlichen Kuppe des Kegels, den sie bilden, abscheiden, wie dies Beard angiebt. Odontoblasten bilden nicht Schmelz sondern Dentin. Letzteres wird bei Cyklostomenzähnen überhaupt nicht entwickelt, und Schmelz wird nur von den Schmelzepithelzellen und zwar in ihrer Basis gebildet. Man ist nicht berechtigt anzunehmen, dass Schmelz bald an der freien, bald an der basalen Fläche der Schmelzepithelzellen gebildet werde. Schon Jacoby hat diesen Angaben Beards widersprochen.

Unter dem frei zu Tage tretenden Hornzahn bei Petromyzonten wird bereits die Anlage eines folgenden Hornzahns gebildet, doch ist diese vom funktionierenden Zahn durch mehrere Schichten sternförmiger Zellen getrennt. Diese letzteren sind aus Epidermiszellen hervorgegangen, deren Intercellularräume sehr erweitert wurden. Dadurch sind die intercellulären Verbindungsfäden beträchtlich verlängert worden (Behrends, Känsche). In diesen Schichten findet die Abstossung des alten Zahnes statt und zwar erst, nachdem diese erwähnten Zellenmassen ganz zusammengepresst und unscheinbar geworden sind.

Die Oberhaut vom Petromyzon macht in Bezug auf die Ausbildung von kleinen Schleimzellen offenbar Wandlungen durch. Ich konnte das an einem Exemplar von Petr. fluviatilis leicht konstatieren. Während am Schwanzsaume

bei einem Tier ein ähnliches vielschichtiges Stratum mucosum entwickelt war wie bei Bdellostoma, fand ich an einem anderen Individuum, dass die Epidermis des Stammes durchweg das Bild der Taf. II, Fig. 3 bot. Hier fand zwar auch eine Schleimbildung in den Zellen statt, allein nicht so weitgeheud, wie bei dem erstgenannten Tier. Es blieb zwischen den Elementen ein breites Intercellularlückensystem bestehen und an der Oberfiäche einer jeden Zelle bildete sich eine ziemlich starke Zellmembran. Ein drittes Exemplar, das mir besonders interessant erschien bot ein Bild derart, dass am Schwanzsaum eine intensive Schleimzellenbildung in der Tiefe der Oberhaut begann, dieselbe war an vielen Stellen schon bis zur freien Oberfläche heraufgerückt, an anderen Stellen aber sassen den Schleimzellen noch inselförmige Bezirke von jenen mit Membranen versehenen Zellen auf (Taf. I, Fig. 6). Die freie Oberfläche bildete an einer solchen Stelle eine Schicht jener flach napfförmigen Zellen, welche dicke Kutikularsäume tragen. Wenn ich diesen letzten Zustand mit den beiden zuerst geschilderten vergleiche, so ergiebt sich, dass zu gewissen Zeiten eine starke Schleimzellenbildung in den tieferen Schichten der Oberhaut beginnt und dass in dem Masse, wie dieselbe fortschreitet, ein Abschilfern der oberflächlichen nicht zu vollkommenen Schleimzellen gewordenen Elemente stattfindet.

Leider kann ich keine positiven Angaben darüber machen, wovon dieser Vorgang in der Oberhaut abhängt. Dass er nicht etwa durch die Jahreszeiten bedingt ist, ergiebt sich aus der Thatsache, dass ich nur Tiere hatte, die zur gleichen Jahreszeit und zwar im April gefangen waren und an diesen eben alle drei Zustände zur Betrachtung kamen.

Hautsinnesorgane.

Die Hautsinnesorgane habe ich bei Petromyzon marinus, fluviatilis und Planeri untersucht und finde bei allen das gleiche Verhalten. Die Organe sind in den schon vielfach beschriebenen Reihen (Langerhans, Leydig u. a.) an Kopf und Rumpf angeordnet. Sie bilden aber nicht Reihen von Einzelorganen, sondern zeigen stets eine Gruppenstellung und zwar besteht eine jede Gruppe aus 3—7 in einer kurzen Linie dicht zusammen stehenden Organen. Diese Linien verlaufen am Rumpf in der dorsalen Seitenlinie dorsoventral, in den beiden unteren Seitenlinien der Längsachse des Tieres parallel. Am Kopfe stehen sie unregelmässig, bald in querer, bald in längsverlaufender Richtung. Innerhalb einer jeden solchen Liniengruppe sind die Einzelorgane schon mit blossem Auge als selbständige Höckerchen unterscheidbar, auf deren Oberfläche ein kleiner

querer feiner Spalt zu erkennen ist. Fertigt man senkrechte Schnitte durch ein solches Einzelorgan, so erhält man bei schwacher Vergrösserung ein mikroskopisches Bild, wie es auf Taf. II, Fig. 1 dargestellt ist. Diese Figur ist einem Organ aus der Nackengegend von Petromyzon Planeri entnommen und bietet ein Bild, wie es in ähnlicher Weise schon von Langerhans und Grenacher dargestellt wurde. Man erkennt, dass die höckerförmige Erhebung verursacht ist durch Differenzierungen der Lederhaut. Die straffe Lederhaut (c) zeigt lokale Verdünnung und unregelmässige Durchbrechungen. Darunter ist ein gallertiges zellen- und faserarmes Bindegewebe entwickelt, dessen Zellen und Fasern in gegen die Oberfläche der Haut zu konkaven, konzentrischen Zügen angeordnet sind. Unter diesem Gewebskomplex verläuft eine abschliessende Plattenepithelschicht weg, welche sich auch auf die Unterfläche des straffen Korium fortsetzt. Dies ist die von Hatschek zuerst als bedeutungsvoll erkannte Zellenlage, welche als Derivat des Kutisblattes des embryonalen Urwirbels zu betrachten ist. Auf der Oberfläche des also veränderten Koriumbezirks zeigt sich auch die Epidermis different. Der feine Spalt erscheint, wenn man ihn gerade in der Länge durchschneidet, wie dies die Figur zeigt, dadurch hervorgebracht, dass die vielschichtige Beschaffenheit der Oberhaut plötzlich aufhört. Die verdünnte Stelle der Epidermis ist ein einschichtiges Epithel, dessen Zellen verschieden differenziert sind.

Taf. II Fig. 2 zeigt das Verhalten des Epithels bei starker Vergrösserung. Man kann zwei Formen von Zellen unterscheiden, die in einem ganz scharf begrenzten Bezirk der Epidermis ausgebildet sind. In grosser Anzahl finden sich lange stäbchenförmige Zellen (s), deren Kerne alle länglich eiförmige Gestalt besitzen und basal angeordnet sind. Diese Zellen haben einen hellen Plasmakörper und besitzen an der Oberfläche einen zarten Kutikularsaum. Zwischen solchen Elementen zerstreut finden sich in geringerer Zahl ganz unregelmässig verteilt birnförmige Zellen (b), welche mit ihrem Zellkörper nur die oberflächliche Hälfte der Epidermisdicke einnehmen. Sie stossen mit abgestutztem Ende an die freie Oberfläche und zeigen hier einen zarten Kutikularsaum in einen längeren starren Fortsatz verlängert. Der feinkörnige Plasmakörper schwillt nach der Tiefe zu an, da ihm hier der grosse kugelige Kern eingelagert ist und dann verjüngt er sich sofort in einen feinsten faserartigen Fortsatz, welcher bis zur Basis des Epithels immer verfolgbar ist. Diese beiden Zellformen, deren jede die ganze Dicke der Epidermis durchsetzt, sind die einzigen Bestandteile dieses Epithelbezirks. Wie scharf dieser abgegrenzt ist, zeigt die Fig. 2 der Taf. II, wo auch zu erkennen ist, dass der dicke Kutikularsaum der Oberhaut mit scharfem Rande unterbrochen ist.

Meine Deutung der beiden Zellformen geht dahin, dass die birnförmigen

Zellen allein spezifische Sinneszellen darstellen, während die hohen fadenförmigen Zellen lediglich schützende Elemente sind. Diese Auffassung stützt sich erstens auf die Thatsache, dass die birnförmigen Zellen allein feine starre Fortsätze über die freie Oberfläche empor senden und zweitens auf das Verhalten der Nerven. Man erkennt auf der zuletzt bezeichneten Figur, wie die straffe Lederhaut unter dem epidermoidalen Sinnesorgan nicht nur sehr verdünnt ist, sondern auch an vielen Punkten von Faserzügen, welche aus dem darunter gelegenen gallertigen Gewebe aufsteigen, durchsetzt wird. Diese Faserzüge, welche sich durch Osmiumbehandlung dunkel färben, enthalten nervöse Fasern, welche zur Epidermis verlaufen. Es lassen sich nun sehr wohl Beziehungen dieser Fasern zu den birnförmigen Zellen nachweisen. Sie entsprechen in ihrer Anordnung in auffallender Weise der Verteilung der birnförmigen Zellen. Zu diesen sind sie auch direkt verfolgbar, während zu den fadenförmigen Zellen ebenso wenig Nerven verlaufen wie zu den grossen Kolbenzellen in der glatten Epidermis, die man ja wohl auch zuweilen als Sinneszellen gedeutet hat. Wenn man durch dies Sinnesorgan einen Horizontalschnitt anfertigt, so erkennt man, dass es einen kleinen länglich ovalen Flächenbezirk in der Epidermis einnimmt. Der epidermoidale Teil dieses Organs ist demnach voluminöser als bei den Knospen und Endhügeln von höheren Fischen und Amphibien und dabei zeigen dann die auch dort bei Endhügeln unterscheidbaren Zellen eine andere Anordnung, indem sie unregelmässig untereinander zerstreut liegen. Ähnliches findet sich auch bei den in der Tiefe der Seitenkanäle gelegenen Organen der Knochenfische.

Die Nerven, welche zu diesen Organen verlaufen, stehen auch in Beziehung zu grossen Zellen mit verästelten Fortsätzen, welche inmitten der gallertigen subkutanen Gewebsmasse eingelagert sind und die als Ganglienzellen gedeutet werden müssen. Leider konnte ich keine Untersuchungen über die Herkunft dieser Zellen anstellen, da mir das betreffende embryonale Material nicht zur Verfügung stand. Es wäre von grossem Interesse nachzuweisen, dass diese Zellen aus der Epidermis in die Tiefe gerückt sind. Auf Taf. II, Fig. 2 deutet eine Zelle in dem Organe auf diese Möglichkeit hin. Nahe dem linken Rande des Epidermisorganes liegt ganz auf der Basis des Epithels aber innerhalb desselben eine kugelige Zelle, zu welcher eine Faser aus der Tiefe aufsteigt. Könnte eine solche Zelle nicht in die Tiefe rücken?

Nicht alle solche Hautsinnesorgane bei Petromyzon sind indessen gleich voluminös ausgebildet. Besonders in den Seitenlinien des Rumpfes finden sich häufig kleinere knospenartige Organe, in welchen auch stets die beiden Zellformen auftreten. Dieselben sind aber nicht so verteilt, dass die birnförmigen Zellen

central und die fadenförmigen peripher angeordnet wären. Dabei fehlt auch häufig die angeführte Differenzierung des Korium. Es wird die straffe Lederhaut nur von einer Nervenfaser senkrecht durchsetzt, wie sich das auch an andern glatten Stellen der Oberhaut zeigt. Auch diese Knospen liegen meist in Liniengruppen, gegen den Schwanz zu stehen sie aber häufig isoliert.

Ammocötes: Von Ammocötes standen mir viele Exemplare zur Verfügung, die in ihrem Entwickelungszustand nicht so verschieden waren, dass wesentlich unterscheidbare Verhältnisse an der Oberhaut bestanden hätten. Ich wähle zur Schilderung der Verhältnisse ein Exemplar von 10 cm Länge, das in Sublimat konserviert war. Diese Konservierung ist für die wichtigen Verhältnisse der Schleimzellen am geeignetsten.

Die Oberhaut von Ammocötes lässt naturgemäss schon die gleichen Elemente unterscheiden, welche auch in der Epidermis von Petromyzon geschildert wurden, nur ist die Schichtenzahl noch eine geringere (vergl. zum Folgenden Taf. I, Fig. 5).

Wir unterscheiden kleine Epidermiszellen, die in 5—6 Lagen angeordnet sind und in den oberflächlichen Lagen eine schleimige Umbildung erkennen lassen, ferner die grossen Kolbenzellen und die Körnerzellen, welche letztere aber ein Verhalten zeigen, das sie einerseits mit den Körnerzellen anderseits mit den grossen Schleimzellen von Myxine und Bdellostoma zu vergleichen erlaubt.

Die basale Lage bildet wieder eine Cylinderzellenschicht, welche durch die Kolbenzellen in den verschiedensten Stadien ihrer Entwickelung etwas unregelmässig wird. Die Kolbenzellen gehören hier durchweg der basalen Zone an. Auf die Cylinderzellen folgen kugelige und spindelförmige Zellen, die zwischen den Körnerzellen liegen. Zwischen letzteren, die eine mittlere Zone in der Epidermis einnehmen, beginnt schon die schleimige Umbildung der kleinen Zellen, die ihre nicht sehr weitgehende höchste Ausbildung in der einheitlichen, gleichartigen, oberflächlichen Zellenlage erreicht. Hier finden sich an der Oberfläche nur diese mit Kutikularsaum versehenen kleinen Zellen. Die schleimige Umbildung der kleinen Zellen erreicht in dem vorliegenden Exemplar nicht den Grad, dass typische Becherzellen gebildet wurden, wie sie bei Bdellostoma, Myxine und Petromyzon sich fanden. Der Vorgang der schleimigen Umwandlung bleibt auf einer niederen Stufe stehen, vollzieht sich aber in gleicher Weise wie bei den genannten Formen. Der Kern giebt an das umgebende Plasma unter Berstung seiner Membran geringe Substanztröpfchen ab, die in Vereinigung mit dem perinukleären Plasma Schleim erzeugen. So entstehen um die unter diesem Vorgang leicht

geschrumpften Kerne helle, von feinen Plasmafäden durchsetzte Höfe. Diese bestehen aus Schleimtropfen, die nach Behandlung mit Methylenblau oder Hämatoxylin-Fuchsinpikrinsäure eine blaue Färbung annehmen.

Von den grossen Zellen zeigen die Kolbenzellen einen sehr eigenartigen Befund. Zunächst sind sie in allen Entwickelungsstadien vorhanden (Föttinger und Bloomfield). Sie sitzen stets der Basis der Epidermis auf. Die jüngsten Zellen, die als die Vorläufer dieser Elemente zu deuten sind, stellen kubische Zellen dar, die zwischen den schmalen Cylinderzellen der basalen Zellenlage liegen. Sie haben einen gleichartigen feinkörnigen Plasmakörper und deutlich nachweisbar zwei kugelige Kerne, welche der freien Oberfläche der Zelle nahe liegen (Taf. I, Fig. 5,1). In einem zweiten Stadium (Fig. 5,2), tritt eine starklichtbrechende glänzende Substanz als oberflächliche Mantelschicht im Zellkörper auf, dieselbe lässt aber die Basis, sowie die freie Oberfläche des Gebildes frei. Es wächst nun unter Vermehrung der starklichtbrechenden Manschette, sowie des Plasmakörpers das ganze Gebilde in die Höhe. Dabei stellt der körnige Plasmakörper einen axialen Strang in der Zelle dar, der sich an deren freier Kuppe trichterförmig erweitert und hier liegen die beiden Kerne in dem Plasma. Die Zellkuppe wird nur von einer feinen Zellmembran überkleidet. Die starklichtbrechende dicke Manschette ist noch völlig homogen und nimmt in der Hämatoxylin-Säurefuchsinpikrinsäure-Färbung eine hellgelbe leuchtende Beschaffenheit an (Fig. 5, 2, 3 und 4).

In dem folgenden Stadium (Fig. 5,5), in welchem die Manschette sich etwas mehr nach oben ausgedehnt hat, zeigt sich die erste Andeutung einer Zerklüftung ihrer Substanz, es tritt ein spiraliger dünner Faden auf, welcher offenbar einen festeren Teil der ganzen Substanz bildet.

An grösseren Zellen, welche im vorliegenden Exemplar das weitest entwickelte Stadium dieser Gebilde darstellen, finde ich die ganze Substanz, welche die Mantelschicht der Zelle bildet, zu einem feinen hellglänzenden spiralig aufgerollten Faden differenziert. Die oberflächlichen Fadenlagen sind spiralig ringförmig verlaufend, tiefere zeigen auch einen Längsverlauf in der Zelle. Der axiale Plasmastrang ist vollkommen deutlich und birgt die beiden kugeligen Kerne, die meist in der oberen Hälfte der Zelle liegen. An der Basis der Zelle wird der Plasmastrang bei manchen dieser Gebilde von der Epithelbasis dadurch abgedrängt, dass die Mantelschicht sich stärker ausbildet und einen soliden kompakten Fuss der Zelle formiert. Auch an der freien Oberfläche schliesst sich die Manschette der äusseren Substanz zuweilen und es besteht dann eine solche Zelle aus einer allseitig geschlossenen Hülle fester Substanz, die zu einem auf-

gerollten Faden differenziert ist und einem inneren Plasmastrang, der basal wie oben abgerundet endet und die beiden Kerne umschliesst. Dass diese Zellen von der Epithelbasis sich ablösten und zur freien Oberfläche in die Höhe rückten konnte ich nirgends nachweisen.

Es erhellt aus dieser Schilderung, dass die Kolbenzellen sich aus kleinen indifferenten Epithelzellen der basalen Epidermislage bilden, welche zu grossen Elementen heranwachsend sich in die Höhe strecken und dann bis zwischen die oberflächlichen Zellenlagen der Oberhaut hereinreichen. Die erste Andeutung, dass eine indifferente Epidermiszelle sich zu einer Kolbenzelle heranbilden wird, ist in einer Teilung des Kernes zu suchen, nach welcher der Plasmakörper einheitlich bleibt. Es fragt sich nun wie die Ausbildung der starklichtbrechenden Manschette stattfindet. Bildet sie sich im Plasmakörper der Zelle, nehmen die Kerne nachweisbaren direkten Anteil an ihrer Bildung, oder stellt sie eine Kutikularbildung der Zelle dar, die zuerst manschettenartig beginnend allmählich die ganze Zelle umwächst?

Nach den vorliegenden Bildern entsteht die Substanz der Zellmanschette innerhalb des Zellkörpers, sie stellt also keine pericelluläre Membran dar. Eine direkte Beteiligung der Kerne an ihrer Bildung ist nicht nachweisbar. Auffallend erscheint mir die Übereinstimmung in der Farbenreaktion mit der Hornsubstanz an den Zähnen. Auch an den letzteren tritt eine innerhalb des Plasmakörpers sich bildende helle Membran auf, die allmählich den Zellkörper aufbraucht und auch den Intercellularraum erfüllt. Ich will beide Vorgänge nicht direkt vergleichen, da bei der Verhornung sich der Mantel sofort um die ganze Zelle herum bildet, während er hier zuerst nur eine Manschette darstellt, die endlich später auch die ganze Zelle umgreift, aber erst nach weiteren Differenzierungen. Dass chemisch die beiden Substanzen nicht übereinstimmen, zeigt sich nach Behandlung mit Kalilauge. Die Kolbenzellen werden rasch zerstört, wogegen die Hornsubstanz ganz resistent ist.

In Betreff der Struktur der Kolbenzellen habe ich noch folgende Angaben zu machen: Nach Behandlung mit Sublimat oder Chromosmiumessigsäure trat bei Ammocötes stets in den mir zur Verfügung stehenden Stadien die Fadenstruktur der äusseren Schicht des Kolben hervor. Ich kann sie somit nicht als Kunstprodukt betrachten. Es fragt sich nur, was diese Struktur für eine Bedeutung hat. Sie erinnert in auffallender Weise an die Struktur der Fadenzellen in den Schleimsäcken der Myxinoiden, die von Bdellostoma und Myxine bekannt sind. Es fehlen bekanntlich in der Haut der Myxinoiden die Kolbenzellen vollständig, während bei Petromyzonten keine Schleimsäcke entwickelt sind. Ein

Vergleich zwischen beiden Zellenarten ist nur insoweit zulässig, als offenbar der gleiche Stoff bei Myxinoiden und Petromyzonten in ganz verschiedener Weise aus dem Organismus ausgeschieden wird. Während dieser Vorgang bei Myxinoiden in den Schleimsäcken, die in die Tiefe gesenkt sind, lokalisiert wird, ist er bei Petromyzonten an Zellen geknüpft, die in der ganzen Haut verbreitet erscheinen. Die Fadenzellen der Myxinoiden sind offenbar ausschliesslich Exkretionszellen, sie sind von der Berührung mit dem äusseren Medium durch die Tieflagerung in den Schleimsäcken ausgeschlossen. Die Kolbenzellen von Ammocötes liegen in der freien Haut, sie reichen zwar meist, oder zu gewissen Zeiten, nicht bis an die freie Oberfläche der Epidermis, aber es können doch Eindrücke des äusseren Mediums auf sie einwirken. Es erklärt dies vielleicht die Verschiedenheit im Bau der Zellen, insofern den Kolbenzellen von Ammocötes ausser der Funktion als Exkretionsorgane auch eine gewisse Sinnesfunktion zukommt, deren Art wir allerdings nicht beurteilen können. — Während ich bei Ammocötes stets die Fadenstruktur der ausgebildeten Kolbenzellen an den verschiedenen grossen Tieren nachweisen konnte, fand ich dies nach der Metamorphose bei Petromyzon anders. Ein deutlicher Faden trat hier auch nach den beiden oben genannten Behandlungsweisen nicht hervor. Entweder erschien der Mantel der Kolbenzellen homogen, gleichartig, oder aber er liess konzentrische Schichtungen erkennen, zuweilen auch Zerklüftungen, die an eine Fadenbildung erinnerten, niemals aber einen wirklichen gleichartigen Faden darstellten. Wichtig erscheint mir aber, dass in Bezug auf die Farbenreaktion auch die homogene Mantelschicht der Kolbenzellen von Petromyzon mit den Fadenzellen des Ammocötes und der Myxinoiden vollkommen übereinstimmten.

Die zweite Form der grossen Zellen in der Epidermis von Ammocötes sind die Körnerzellen. Diese unterscheiden sich in ihrer Ausbildung von den Kolbenzellen dadurch, dass sie zwar auch aus den Elementen der basalen Epidermislage entstehen, sie bleiben aber nicht mit breitem Fuss auf der Epithelbasis sitzen, sondern rücken mit dem grösseren Teil ihres Zellkörpers in die Höhe bis zu den mittleren Epidermiszellenlagen; sie hängen nur mit dünnem Stiel noch an der Epithelbasis fest. Die Differenzierungen, die sich in einer solchen Zelle vollziehen, sind sehr vielseitige. In einem frühen Stadium, das als Ausgangspunkt dienen mag, lässt die kugelige Zelle, welche etwa zwischen den Elementen der drittuntersten Epidermislage liegt und von hier aus mit feinem Stiel auf der Epithelbasis befestigt ist, zwei Plasmazonen und einen centralen kugeligen Kern unterscheiden. Die periphere Plasmazone erscheint dunkel und fein körnig, die

innere Zone ist hell und zeigt feine Wabenstruktur, sie erstreckt sich mit strahligen Fortsätzen in die periphere Zone hinein.

Es bilden sich nun helle Tröpfchen zuerst in unmittelbarer Umgebung des Kerns aus, die sich vermehren. Dieselben verhalten sich in der Folge verschieden. In manchen Zellen bleiben sie als Massen kleiner stark glänzender Körnchen bestehen, in andern bilden sie eine glasige Masse, die von einem feinen Wabensystem von Plasma durchsetzt sind. In der Regel sammelt sich eine dichtere Plasmamasse in der Tiefe der Zelle an und geht in die Fortsätze der Zelle über. Die beiden Formen dieser Zellen sind auf Taf. I, Fig. 5, abgebildet. Sie sprechen dafür, dass wir hier die Homologa sowohl der Körnerzellen als auch der kugeligen Schleimzellen der Myxinoiden vor uns haben, insofern hier in der gleichen Zellform zwei Qualitäten von Schleim zur Abscheidung gelangen, die bei Myxinoiden zwei ganz verschiedene Zellformen beanspruchen.

Beurteilung der Befunde der Oberhaut bei Cyklostomen.

Die Oberhaut der Cyklostomen stellt in allen Fällen eine Schleimhaut dar, insofern bei allen Formen und stets Schleim in einem Teil ihrer Elemente gebildet wird.

Lymphatische Zellen sind nur äusserst spärlich zwischen Epithelzellen nachweisbar, pigmentierte verästelte Wanderzellen konnte ich niemals nachweisen.

Von Epidermoidalorganen sind die Hornzähne der Mundbucht, die Hautsinnesorgane und bei Myxinoiden die Schleimsäcke in einer Seitenlinie entwickelt.

Die Epidermis besteht immer aus mehreren Lagen von Zellen, oft ist die Schichtenbildung eine äusserst reichliche. Man hat die Epithelzellen in drei Formen zu sondern: 1. kleine typische Epidermiszellen, 2. grosse Drüsenzellen und 3. Hautsinneszellen.

1. Die kleinen typischen Epidermiszellen zeigen ein verschiedenes Verhalten in Bezug auf ihre Differenzierung. Sie bilden den Grundstock der Ober-

haut. Ihre basale Schicht besteht immer aus Cylinderzellen, die nächst höheren Lagen sind spindelförmig oder kubisch und alle noch gleichartig protoplasmatische Zellen. Gegen die freie Oberfläche zu verändern sie sich in verschiedener Weise. Entweder bilden sie sich in Schleimzellen um, oder sie erleiden einen Verhornungsprozess. Mögen sie nach der einen oder der anderen Seite sich umbilden, so zeigt stets die oberflächlichste Lage einen deutlichen aus zwei Teilen bestehenden Kutikularsaum. Dessen tiefere Schicht ist dicker, zeigt feine senkrechte Strichelung, die oberflächliche Schicht ist äusserst dünn und ganz homogen. Die reichlichste Bildung von Schleimzellen fand ich bei Bdellostoma, wo sie am ganzen Körper in so reichlichen Lagen auftreten, dass man an der Epidermis ein Stratum profundum s. plasmaticum und ein Stratum superficiale s. mucosum unterscheiden kann. Bei der Schleimbildung in diesen Zellen zeigt sich stets der Kern beteiligt, denn die erste Andeutung derselben besteht darin, dass an dem der freien Oberfläche zugekehrten Pol des Kernes, dem letzteren dicht angelagert, ein kleines glashelles Tröpfchen auftritt. Unter dessen Vergrösserung wird einerseits der Kern allmählich eingedrückt und abgeplattet und andrerseits erfährt der Plasmakörper eine Aufblähung, sodass bei der ausgebildeten Schleimzelle, welche eine eiförmige Gestalt besitzt, der abgeplattete Kernrest, hauptsächlich aus Chromatinsubstanz bestehend, in der Tiefe der Zelle eine basale Anordnung einnimmt, das Plasma, welches nicht zur Schleimbildung verwendet wird, nur einen oberflächlichen Belag bildet, die Hauptmasse aber durch die glashelle Schleimsubstanz gebildet wird. Die letztere ist zuweilen von feinen Protoplasmafäden durchsetzt, welche vom äusseren Belag ausgehend ein zartes Wabennetz innerhalb des Schleims bilden.

Wenn an Stelle der Umbildung zu Schleimzellen eine Verhornung der oberflächlichen Epidermiszellen eintritt, so findet man, dass sich dies unabhängig vom Kern zuerst in der Peripherie des Plasmakörpers zeigt. Bei diesem Vorgang wird der Kern erst spät in Mitleidenschaft gezogen. Er geht dabei, nachdem der grösste Teil des Plasmakörpers in feste homogene Hornsubstanz umgebildet wurde, mit dem in seiner unmittelbaren Umgebung liegenden centralen Teil des Plasmas die gleiche Veränderung ein wie bei der Schleimbildung. Es stehen sich hier zwei ganz verschiedene Thätigkeiten der Zelle gegenüber. Schleimbildung central mit sofortiger Beteiligung des Kerns und Verhornung peripher im Plasmakörper selbständig beginnend. Eine späte Veränderung des Kerns hat keine Bedeutung für den Verhornungsprozess, sondern ist das Rudiment einer Schleimbildung, die durch jenen Prozess den Boden zu weiterer Ausbildung verloren hat.

Schleimbildung und Verhornung bestehen meistens am gleichen Individuum

nebeneinander, nur bei Bdellostoma konnte ich am ganzen Körper das Bestehen eines mächtigen Stratum mucosum an der Oberfläche der Epidermis nachweisen. Bei Petromyzon findet sich ein solches nur am Schwanzsaum stärker ausgebildet. Am Kopf und auf der Rückenfläche des Körpers ist die Schleimbildung geringer, es behalten die Zellen zum Teil ihre plasmatische Beschaffenheit bis zur oberflächlichsten Lage, die mit einem doppelten Kubikularsaum bedeckt ist, zum Teil tritt im peripheren Teil des Zellkörpers ein Verhornungsprozess ein. Dass die gleiche Körperstelle zu verschiedenen Zeiten sich ungleich verhalten kann, zeigt Fig. 6, Taf. I, wo man inmitten von reichlichen Schleimzellen einen inselförmigen Bezirk von plasmatischen Zellen an der Oberfläche erkennt.

Ein excessiver Verhornungsprozess besteht an den Zähnen in der Mundhöhle sämtlicher Cyklostomen. Derselbe tritt periodisch ein und begreift dann eine gewisse Anzahl von Zellenlagen, welche den Hornzahn bilden. Erst kurz bevor dieser Zahn abgeworfen wird, beginnt an den unter dem Hornzahn gelegenen Zellenlagen eine Vermehrung und eine Verhornung dieser Zellen, die dann nach Abwerfen des alten Zahns direkt seine Stelle einnehmen. Infolge dessen ist ein Hornzahn auf der Höhe seiner Ausbildung immer ganz scharf gegen die unter ihm liegenden Schichten plasmatischer Zellen abgegrenzt; eine kontinuierliche Nachbildung verhornter Zellen findet nicht statt.

Die Hornzähne in der Mundbucht der Cyklostomen hat man öfter verglichen mit Horngebilden oder Hautzähnchen höherer Fische. Diesen Versuchen kann ich keine Bedeutung zuschreiben. Die Hornzähne der Cyklostomen sind speziell für diese Formen ausgebildet und auf sie beschränkte Organe, ebenso wie die Hornzähne im Mund der Anurenlarven. Gemeinsam ist allen solchen Organen z. B. auch der Hornscheide des Vogelschnabels der excessive Verhornungsprozess der Oberhautzellen, aber solcher kann sich den Bedürfnissen entsprechend an den verschiedensten Teilen der Oberhaut steigern. Es erscheint als ein müssiges Unternehmen, hier Homologien aufzustellen. Von Bedeutung ist mir nur bei den Zähnen der Cyklostomen das periodische Auftreten des Verhornungsprozesses, wodurch mehrere Generationen von Hornschichten übereinander gleichzeitig zur Anlage kommen. Dies tritt uns bei vielen Hornorganen höherer Formen wieder entgegen.

Ganz gewagt ist es infolge des Bestehens eines intraepidermoidalen Kegels besonders differenzierter Zellen (Pokalzellen Behrends), wie Beard es thut, diese Zähne als Reste von Hartsubstanzzähnen höherer Wirbeltiere aufzufassen.

Diese Zähne sind reine Horngebilde und ebenso wie die ganze eigentümliche Mundhöhle der Cyklostomen auch von dieser Gruppe allein ausgebildet.

Ausser den kleinen indifferenten Zellen finden sich in der Oberhaut der

Cyklostomen grosse Schleimzellen verschiedener Art. Sie sind zum Teil in der ganzen Haut zerstreut angeordnet, zum Teil ist ihre Bildung lokalisiert, an gewisse Hautorgane geknüpft. Bei Myxine und Bdellostoma finden sich zwei Formen von mächtig grossen Schleimzellen in der ganzen Oberhaut verteilt, und zwar die grossen kugeligen glashellen Schleimzellen mit zentralem Kernrest (sie ähneln den Leydigschen Zellen der Urodelenlarven); ferner grosse körnchenhaltige Zellen von flaschenförmiger Gestalt mit basalgelagertem Kern. Andere grosse Elemente werden nur in den Schleimsäcken lokalisiert gebildet. Es sind dies die mit dem Spiralfaden erfüllten Zellen, welche die Hauptmasse bilden und mit glashellem Schleim erfüllte Elemente, ähnlich den in der ganzen Haut verteilten. Beide Zellformen färben sich verschieden. Bei der angewandten Doppelfärbung werden die Fadenzellen hellgelb (Pikrinsäure), die glashellen Zellen bläulich (Haematoxylin).

Bei Petromyzonten zeigten sich die grossen Schleimzellen der Epidermis in anderem Verhalten. Dabei ist aber zu beachten, dass die Schleimsäcke hier fehlen. Wir unterschieden Körnchenzellen und Kolbenzellen. Bei ausgebildeten Petromyzonten zeigen die Körnchenzellen Kugelform, besitzen einen oder mehrere gegen die Epithelbasis verlaufende feine Fortsätze und einen zentral angeordneten Kern. Ihr Zellkörper ist mit feinen Körnchen dicht erfüllt, zeigt aber auch häufig grössere glashelle Schleimtropfen, die wie Vakuolen im Zellkörper hervortreten. Die Kolbenzellen sitzen entweder mit breiter Basis auf der Epithelbasis auf oder sind abgelöst und in die Höhe gerückt, enden basal in einen längeren Fortsatz. Sie werden an der freien Oberfläche abgestossen. Eine Vergleichung dieser fertigen Zustände bei Petromyzon mit den Verhältnissen bei Myxine ist nicht klar durchzuführen, dagegen bietet Ammocötes dazu eine geeignete Brücke. Bei letzterem zeigt sich, dass die Körnchenzellen nicht gleichartig sind, vielmehr in zwei Modifikationen vorkommen. Sie haben alle die Form wie bei Petromyzon, dagegen ist bei einem Teil der Zellen der Inhalt des Zellkörpers glasheller Schleim, wie bei den kugeligen Zellen der Myxinen, bei andern findet sich ein feinkörniger Inhalt, wie bei den Körnerzellen jener Formen, die Kerne liegen stets zentral.

Die Kolbenzellen lassen sich in ihrer Entwickelung leicht erkennen. Sie haben stets, schon ehe eine Sekretanhäufung in ihrem Plasma beginnt, zwei Kerne. Das Sekret tritt peripher zuerst in homogener Form auf, dann bildet sich aber in dem Sekretmantel ein festerer Spiralfaden auf, der mit der Vergrösserung der Zelle sich beträchtlich vermehrt. So bekommen diese Zellen besonders bei grösseren Ammocöten eine gewisse Ähnlichkeit mit den Spiralfadenzellen in den Schleimsäcken der Myxinen. Vergleicht man diese Verhältnisse, so

werden einem wohl die Verschiedenheiten im Verhalten der grossen Hautdrüsenzellen bei Myxinen und Petromyzonten verständlich. Bei Myxinen fehlen die Kolbenzellen in der Epidermis gänzlich, andererseits sind die kugeligen Schleimzellen, wie sie bei Myxinen allenthalben vorkommen, bei Petromyzon nirgends entwickelt. Das anatomische Verhalten aller dieser grossen Drüsenzellen ist die Folge der Natur des in ihnen enthaltenen Exkrets. Die Körnchenzellen halte ich bei beiden Cyklostomengruppen für ganz homologe Gebilde. In den Kolbenzellen der Petromyzonten sehe ich aber die Homolaga der Fadenzellen und der grossen glashellen Schleimzellen der Myxinen. Bei letzeren ist eine weitere Arbeitsteilung und damit speziellere Differenzierung der grossen Zellen eingetreten. Die Kolbenzellen von Ammocötes enthalten zweierlei Exkrete: 1. ein homogenes helles glasartiges und 2. in dem ersten ein geformtes festeres fadenartiges, das spiralig angeordnet ist. Bei ausgebildeten Petromyzonten schwindet der Spiralfaden, das durch ihn dargestellte Exkret verteilt sich wieder gleichmässig in dem glashellen anderen Exkret und so kommt die eigentümliche Bildung der Kolbenzellen zu Stande. Bei Myxinen wird von einem Teil der grossen Zellen nur der glashelle Schleim, von einem anderen Teil nur der spiralfadige geformte Schleim gebildet. Gerade die letzteren Elemente beschränken sich auf die Schleimsäcke, wo sie in Massen gebildet werden, die glashellen Schleim liefernden Zellen sind ausserdem in der ganzen Oberhaut zerstreut angeordnet. Dass die spezielle Natur der grossen Drüsenzellen erst spät zur völligen Ausbildung kommt, erkennt man an dem Verhalten der Körnchenzellen von Ammocötes. Dieselben bilden zum Teil noch glashellen Schleim, und zum Teil körniges Exkret. Später findet man stets nur den körnigen Inhalt in diesen Zellen.

Übersieht man die exkretorische Bestätigung der Oberhaut bei Cyklostomen noch einmal kurz, so findet man neben der Bildung eines festen Exkretes, welches in den Kutikularsaum und im Verhornungsprozess geboten wird, eine Schleimbildung in vielen kleinen Epidermiszellen. Hierdurch wird oft ein mehrschichtiges oberflächliches Stratum mucosum gebildet. Auserdem wird in grossen Zellen bald ein körniger, bald ein glasheller und bald ein fadenförmiger Schleim geliefert, sodass die Hautexkrete sehr mannigfaltiger Natur sind. Es erwächst hieraus die Frage, warum gerade hier so verschiedenartige Stoffe von der Haut abgeschieden werden. Dabei spielen offenbar zwei Momente eine Rolle, wenn man andere Wirbeltiergruppen in die Vergleichung zieht: Das ist erstens die allgemeine Betätigung der Haut als Exkretionsorgan, welche im wesentlichen von der Natur des umgebenden Mediums abhängt und zweitens die Ausbildung des Drüsenapparates im Darmkanal. Das erste Moment ist lange bekannt und

stets hervorgehoben worden. Wo in Form von Hornsubstanz ein festes Exkret von der Haut geliefert wird, kommt die Bildung eines schleimigen Exkretes in Wegfall.

Bei der Beurteilung der massigen Schleimproduktion der Cyklostomenhaut liegt die Frage nahe, ob nicht das Fehlen von Drüsenorganen und -zellen in dem Darmepithel hier eine Rolle spielt. Schleim als Exkret wird bei den meisten Wirbeltieren im Darmkanal gebildet, wo er ausserdem für die Verdauung eine funktionelle Bedeutung hat. Man kann sich nun vorstellen, dass wenn im Darmkanal eine solche Schleimproduktion nicht stattfindet, dass dann die Oberhaut die notwendige Exkretion solchen Stoffes übernimmt. Dazu bedarf es erstens einer Steigerung der Quantität der Schleimbildung, der in der Haut aller niederen Wirbeltiere stattfindet, zweitens wird auch die Bildung von Schleim verschiedener Qualität verständlich.

Es ist dies ein physiologisches Problem, dessen anatomischer Ausdruck gerade bei Cyklostomen klar vor uns liegt.

Wenn ich zur Beurteilung der Hautsinnesorgane bei Cyklostomen übergehe, so sind zuvor Organe zu berücksichtigen, welche hinsichtlich der Anordnung viel Ähnlichkeit mit jenen besitzen: Dies sind die bekannten Schleimsäcke der Myxinen und Bdellostomen. Dieselben besitzen den bekannten Bau, sie stimmen nicht nur in der Anordnung mit der Hauptseitenlinie der Petromyzonten und höheren Wirbeltiere überein, sondern neben ihnen war ich auch nicht im Stande Hautsinnesorgane bei Myxine und Bdellostoma nachzuweisen. Es knüpft sich daran die Frage, ob nicht diese Anordnung der Hautdrüsen bei Bdellostoma die Folge davon ist, dass sie sich aus Hautsinnesorganen herausgebildet haben. Diese Frage ist nicht hier zu entscheiden. Schon Leydig hat die Hautdrüsen und Sinnesorgane von Fischen und Amphibien häufig in Beziehung miteinander gebracht, ohne aber dieses Problem genauer auszuführen. Ich habe in einer kleinen Arbeit darauf hingewiesen, dass die Möglichkeit einer solchen genetischen Beziehung zwischen Hautsinnesorganen und Hautdrüsen sehr wohl verständlich ist. Man hat vielfach in den Hautsinnesorganen der Fische und Amphibien zwei Formen von Zellen unterschieden: die spezifischen Sinneszellen und in deren unmittelbarer Umgebung sogenannte Stützzellen. Man sollte sie besser als Schutzzellen bezeichnen, da ihrem Bau nach die schützende Bedeutung eine mehrfache ist. Sie stützen nicht nur durch ihre Form und Anordnung, indem sie zu langen fadenartigen Gebilden angewachsen sind und die Sinneszellen direkt umschliessen die letzteren, sondern sie bilden auch in ihrem Innern einen Schleim, wie schon Leydig ausgeführt hat und indem sie denselben an die freie Oberfläche abgeben, stellen sie auch

einen schützenden Apparat für die oberflächlichen Enden der empfindlichen Sinneszellen dar, mildern die unmittelbare Einwirkung des umgebenden Mediums auf diese Gebilde. So sind hier in den Hautsinnesorganen demnach Punkte der Epidermis vorgebildet, an welchen eine stärkere Schleimbildung lokalisiert ist. Wenn nun aus irgendwelchem Grunde die Sinneszellen eine Rückblidung erleiden, so werden die ganzen Organe nicht verschwinden müssen, sondern die schleimbildenden Zellen vermögen eine selbständige Bedeutung zu erhalten und die Organe bilden sich dann als Drüsenorgane in einer ihrer ersten Bedeutung fremden Richtung aus. In diesem Sinne stehen die Schleimsäcke der Myxinen vielleicht in genetischer Beziehung zu den Hautsinnesorganen der Petromyzonten.

Die Hautsinnesorgane der Cyklostomen kenne ich nur von den Petromyzonten. Bei Bdellostoma fand ich zwar ebenso wie bei Myxine mächtige Äste des Trigeminus am Kopfe überall zur Haut verlaufend, aber Sinnesknospen oder Endhügel konnte ich weder am Kopf noch in der Seitenlinie mit Sicherheit nachweisen. Die charakteristischen Unterbrechungen der Basalmembran der Epidermis, wie ich sie von Bdellostoma geschildert und abgebildet habe, deuten zwar darauf hin, dass hier nähere Beziehungen zwischen nervösen Apparaten und der Epidermis bestehen, allein hier kommen auch die Blut- und Lymphgefässe in Betracht, welche in die Epidermis eintretend mit den Intercellularräumen der Oberhaut in Zusammenhang treten. Stiftchenzellen, wie sie Kölliker als einfachste Sinneszellen geschildert hat, konnte ich nirgends mit Sicherheit nachweisen, weder bei Myxinen noch Petromyzonten. Bei letzteren, welche ich einer Behandlung nach Golgi'scher Methode unterzog, fand ich vielfach intensiv geschwärzte einzeln stehende Zellen überall in der Epidermis zerstreut, das sind aber bekanntlich die kleinen Schleimzellen, die häufig die Reaktion erkennen lassen, ebenso wie die grossen Kolbenzellen. Die Hautsinnesorgane der Petromyzonten zeigen am Kopf und der vorderen Körperhälfte einen sehr gleichartigen Bau. Sie sind meistens grössere, im Querschnitt, der auf einem Tangentialschnitt durch die Epidermis zu erkennen ist, länglich ovale Gebilde, welche scharf abgegrenzt in der Oberhaut liegen und die zwei Zellenformen, Sinnes- und Schutzzellen in der oben angeführten Anordnung erkennen lassen.

Sie liegen stets frei an der Oberfläche der Haut, sind niemals in Kanälen oder Gruben der Haut angeordnet, sitzen immer auf kleinen Höckerchen der Lederhaut, welche durch Vermehrung der Elemente der unter der straffen Lederhaut gelegenen subkutanen Schicht zu Stande kommt, während das straffe Corium verdünnt erscheint. Zum Teil liegen die Organe isoliert, meistens aber, und zwar

sowohl am Kopf, wie am Rumpf sind sie zu Gruppen angeordnet, derart, dass 3—7 derselben in einer Längs- oder Querreihe dicht zusammenstehen.

In der hinteren Körperhälfte nehmen die vorn so gross plattenartig ausgebildeten Organe eine kleinere knospenartige Form an, stehen einzeln und es fehlt hier auch die Beteiligung des Corium. Durch die letztere zeigen die Hautsinnesorgane gerade bei diesen Formen einen höheren Grad der Ausbildung, als sie bei den meisten Knochenfischen und Amphibien erkennen lassen. Demnach sind sie hier sicher nicht in primitivem Zustande, sondern sehr hoch entwickelte Gebilde. Andererseits deutet aber ihr Beschränktsein auf die wenigen Reihen an Kopf und Rumpf darauf hin, dass hier doch nur ähnlich, wie bei vielen Amphibien ein Rest einer Einrichtung besteht, welche z. B. bei Selachiern und vielen Knochenfischen eine grössere Verbreitung und weitgehende Differenzierung zeigt. Aus dem verschiedenen Verhalten der vorderen und weiter hinten gelegenen Organe kann man schliessen, dass die grösseren komplizierten vorderen Gebilde eine höhere Ausbildung des in den hinteren Organen gebotenen Befundes darstellen. Wir wissen von höheren Formen, dass der ganze Apparat am Kopf zuerst auftritt und von da allmählich sich über den Rumpf nach hinten ausdehnt.

Die zunächst dem Schwanze gelegenen Organe sind demnach die jüngst entstandenen und können, wenn sie noch einfacher gebaut sind, auch als niedere Zustände der vorn gelegenen weiter differenzierten Organe aufgefasst werden.

Berücksichtigen wir die spärliche Verteilung dieser Organe und zugleich ihre hohe Ausbildung, so erkennen wir, wie auch in diesem Apparate der rückgebildete Zustand der ganzen Tiergruppe zum Ausdruck kommt, denn wir kennen Hautsinnesorgane bei höheren Fischen von viel einfacherem Bau und finden sie dort auch in viel reicherer Verbreitung über den ganzen Körper.

Teleostier.

Die Epidermis der Knochenfische zeigt bei den einzelnen Gruppen eine grosse Mannigfaltigkeit in der Ausbildung der Elemente.

Sie ist nur in beschränktem Masse eine Schleimhaut wie bei Cyklostomen, meistens besitzt sie ein Stratum corneum auf einem reichlich geschichteten Stratum plasmaticum und die Schleimzellen sind nur einzeln zerstreut nachweis-

bar. Die Oberhaut der meisten Knochenfische wird in ihrer Ausbildung durch das Vorhandensein von Corium-Schuppen beeinflusst. Sie verliert dadurch ihre Gleichartigkeit, die sie nur bei solchen Formen besitzt, welche rudimentäre Schuppen haben. So findet es sich z. B. beim Aal. Bei anderen Formen z. B. Cyprinoideen, die mit stark prominenten Schuppen versehen sind, zeigt die einzelne Schuppe an ihrer freien und bedeckten oberen sowie der unteren Fläche einen naturgemäss ganz verschieden ausgebildeten Epidermisüberzug. Bei einer dritten Form, z. B. vielen Salmoniden ist ein Zwischenstadium geboten: die Schuppen bedingen keine starken Prominenzen, es senkt sich aber doch zwischen den einzelnen Schuppen die Epidermis in die Tiefe, bildet aus ganz platten Zellen bestehende Lamellen.

Zur Untersuchung kamen Vertreter verschiedener Gruppen. Ich legte nicht Wert darauf viele Arten der gleichen Gruppe zu untersuchen, sondern nahm Formen verschiedeuer Gruppen vor, diese aber genau und achtete speziell auf die Verbreitung und den Bau der Hautsinnesorgane und der Perlorgane. Andere Organe des Epidermis bestehen bekanntlich bei Teleostiern nicht.

Im allgemeinen ist noch zu bemerken, dass die Oberhaut der Kochenfische besteht aus

1. gleichartigen kleinen Zellen, welche ich als typische Epidermiszellen bezeichnen will. Diesselben zeigen sich in den tiefsten Lagen aus gleichartigen Plasmazellen bestehend, nach der Oberfläche zu erliegen sie einem Verhornungsprozess, der stets den ganzen Zellkörper gleichmässig ergreift und zuletzt auch den Kern beeinflusst. Der Letztere bleibt aber stets, auch in den Zellen der oberflächlichsten Schicht erhalten;

2. finden sich Drüsenzellen verschiedener Art in der Oberhaut der Teleostier, die man als Schleim- und Kolbenzellen unterscheiden kann. Körnerzellen, wie sie bei Cyklostomen bestanden, fehlen stets. Die Schleimzellen variieren sehr an Grösse. Die Kolbenzellen sind sehr ungleich gebildet in Bezug auf das Verhalten von Kern und Zellkörper. Komplizierte Drüsenbildungen fehlen in der Haut der Knochenfische gänzlich;

3. Sinneszellen finden sich nur in den Endknospen, Endhügeln und den Organen der Seitenlinie, bilden somit immer komplizierte Organe.

4. spielen lymphatische Elemente in der Oberhaut der Knochenfische eine grosse Rolle. Solche sind stets in den sehr weiten Intercellularräumen zerstreut und bilden häufig als verästelte Zellen eine ganz kontinuierliche Schicht zwischen oder unmittelbar über den Zylinderzellen der tiefsten Epidermislage;

5. auch pigmentirte verästelte Zellen sind häufig in der Epidermis zwischen ihren Elementen vorhanden.

Als Organe, welche die Epidermis bei Knochenfischen bildet, sind als Hautsinnesorgane und Perlorgane bekannt. Die ersteren sind ungemein mannigfaltig ausgebildet. Bald liegen sie oberflächlich, bald sind sie, in Kanälen eingelagert, in die Tiefe gerückt. Man hat Sinnesknospen, Endhügel und Sinnesplatten unterschieden (Leydig, F. E. Schulze, Merkel u. A.). Die Perlorgane, auf welche Leydig speziell die Aufmerksamkeit gelenkt hat, sind nur bei Cyprinoiden und einigen verwandten Gruppen gefunden worden.

Die Hautsinnesorgane sind keineswegs auf die Seitenlinie am Rumpfe und einige dem Verlauf der Trigeninusäste am Kopfe entsprechende Reihen beschränkt, sondern sind, worauf schon Merkel hinwies, äusserst reichlich über den ganzen Rumpf und Kopf, auch auf die Flossen verbreitet. Ihre genauere Anordnung ist aber noch nicht genügend festgestellt worden.

Die Perlorgane sind als lokale intensive Verhornungen der Epidermis von Leydig erkannt worden. Sie treten zur Brunstzeit auf, bilden kurze konische Zapfen und werden dann abgeworfen. Sie hinterlassen aber epidermoidale Keimlager, welche zur Brunstzeit stets einen neuen Hornkegel ausbilden. Diese Keimlager liegen teils in der platten Haut, teils sind sie in die Tiefe gesenkt, sodass die Hornzapfen dann aus Gruben hervorragen, wie es Leydig bei Rhodeus und indischen Cyprinoiden geschildert hat.

Beide ausschliessliche Epidermoidalorgane der Knochenfische, die Hautsinnesorgane und die Perlorgane sind am Kopf in Reihen angeordnet, am Rumpf aber ist ihre Verteilung von den Integumentalorganen, den Schuppen abhängig, zu welchen sie stets in topographische Beziehung treten. Man weiss im allgemeinen, dass auf einer Schuppe eines oder mehrere dieser Organe angeordnet sind, aber im genaueren sind diese Verhältnisse noch unbekannt. In einer kurzen Mitteilung habe ich schon auf gewisse Beziehungen zwischen Hautsinnesorganen und Perlorganen hingewiesen, in Folgendem will ich darauf näher eingehen.

Leider standen mir keine Skopelinen und Stomiatiden zur Verfügung. Es würden mich die durch Leydig, Emery und Döderlein bekannt gewordenen augenähnlichen Organe sehr interessiert haben, besonders in ihrer Beziehung zu den beiden genannten Epidermisorganen. Vielleicht bietet sich später Gelegenheit darauf zurückzukommen. Im Folgenden werde ich zunächst den Bau der Epidermis bei einigen Formen der Knochenfische und ihre Beeinflussung durch die Coriumschuppen besprechen und darauf Bau und Verteilung der Hautsinnesorgane und Perlorgane erörtern, um eine Grundlage für die Vergleichung mit Hautorganen anderer Wirbeltierklassen zu erhalten.

Wenn ich dabei auf vieles schon Bekannte eingehen muss, so findet dies

in der Notwendigkeit der Beschaffung eines zur Vergleichung notwendigen Materials von Thatsachen seine Begründung.

Barbus fluviatilis: Um ein Bild von der Zusammensetzung der Epidermis der Barbe zu erhalten, nehme ich senkrecht gegen die Oberfläche der Haut ausgeführte Schnitte, welche einige Schuppen in der Nähe der Seitenlinie in der Körpermitte der Länge nach durchschneiden. Ein solches Bild liefert Taf. II Fig. 4. Die Schuppen bilden hier stark vorspringende Organe, die sich mit ihren hinteren abgerundeten freien Rändern weit übereinander legen, sodass eine jede Schuppe von der davorliegenden eine beträchtliche Strecke weit überlagert wird. Das vorliegende Objekt war mit Chromosmiumessigsäure konserviert und die Schuppen hatten sich mit ihren freien Rändern so sehr in die Höhe gekrümmt, dass sie sich nicht wie im Leben bedecken. So ist der durch die Fig. 4. der Taf. II dargestellte Zustand in diesem Sinne als ein Kunstprodukt aufzufassen, wodurch aber die Verschiedenheit in dem Verhalten der Epidermis an den einzelnen Abschnitten der Schuppenoberfläche um so deutlicher hervortritt.

Abgesehen von den Sinnesorganen der Haut, die später zu behandeln sind, wird die Epidermis durch vier Zellenformen zusammengesetzt: 1. indifferente Epithelzellen, 2. becherzellenartige Schleimzellen, 3. Kolbenzellen, 4. lymphatische Elemente.

Es ist nicht möglich für die ganze Epidermis geltende regelmässige Schichten hier nachzuweisen, vielmehr lässt jede einzelne Schuppe an ihren verschiedenen Abschnitten die Epidermis ungleich geschichtet erscheinen. Auch zeigt nicht jeder Abschnitt einer Schuppe einen Epidermisüberzug, an welchen alle 4 Arten der angeführten Zellen vorkommen, vielmehr sind die Kolbenzellen auf den von der davorliegenden Schuppe nicht bedeckten Teil der dorsalen Fläche einer jeden Schuppe beschränkt und erstreckten sich auch hier nicht bis zum hinteren freien Rand der Schuppe. Die drei übrigen Zellenformen kommen an sämtlichen Stellen der Epidermis vor, aber in verschiedenem und sehr charakteristischem Mengenverhältniss.

Man hat an dem Epidermisüberzuge einer jeden Schuppe 3 Abschnitte zu unterscheiden: die obere Fläche einer Schuppe zeigt 1. einen von der davorliegenden Schuppe bedeckten Teil, 2. einen frei zu Tage tretenden Teil, der sich bis zum hinteren freien Rand der Schuppe erstreckt. An dem freien Rande einer jeden Schuppe biegt der Epidermisüberzug auf den dritten Abschnitt, der die untere Fläche der Schuppe überzieht, um. An diesen drei Abschnitten verhält sich der Epidermisüberzug in charakteristischer Weise verschieden. Zunächst ist von Bedeutung die Zahl der Zellenlagen und die dadurch bedingte Dicke

der Oberhaut. Dieselbe ist an dem 2. der obengenannten Abschnitte, d. h. an dem freiliegenden Teil der oberen Fläche am stärksten, weniger stark an dem von der davorliegenden Schuppe bedeckten Teil der oberen Fläche und am schwächsten an der unteren Fläche einer jeden Schuppe. Diese Verhältnisse erscheinen klar auf Taf. II Fig. 4. Betrachten wir die Zustände genau, so bitte ich Taf. II Fig. 11, 13 und 14 vorzunehmen.

Fig. 11 ist der freien Oberfläche einer Schuppe entnommen. Hier sehen wir die Epidermis aus 12—15 Zellenlagen aufgebaut. Wir können wieder ein Stratum profundum und ein Stratum superficiale unterscheiden. Letzteres besteht aus 2—3 Lagen von verhornten Zellen, sodass man es auch als Stratum corneum bezeichnen kann. Das Stratun profundum, aus 10 bis 12 Zellenlagen zusammengesetzt zeigt alle vier obengenannte Zellenformen. Die tiefste basale Zellenschicht, aus cylindrischen Zellen bestehend, ist nicht gleichartig, sondern erscheint durch die zahlreichen Kolbenzellen kompliziert, welche alle auf der Basis des Epithels aufsitzen und durch mächtige Entwickelung einzelner Zellen der tiefsten Schicht entstanden sind. Sie sitzen mit schmaler Basis dem unterliegenden Korium auf, und erstrecken sich mit ihren oberen kolbig verdickten Enden durch etwa 12 Zellenlagen der Epidermis. Diese Kolbenzellen besitzen meist einen kugeligen, zuweilen zwei solche Kerne, die meist in der Mitte des oberen kolbigen Teils angeordnet sind.

Kolbenzellen.

In ihrem Habitus uud in der Anorduung ähneln diese Kolbenzellen den gleichbenannten Elementen der Petromyzontenhaut; im feineren Bau zeigen sich aber Verschiedenheiten. Es gleichen sich auch die Kolbenzellen der verschiedenen Teleostier durchaus nicht völlig. Der grosse Zellenleib besteht hier bei Barbus aus einer zuweilen ganz homogenen und dann stark glänzenden Substanz, zuweilen zeigt diese Substanz eine äuserst fein granulirte Beschaffenheit. Der Kern ist im Verhältnis zur Grösse der Zelle klein und zeigt sich nach Tinktionen immer dunkel gefärbt. Nur selten sind Nukleolen in ihm nachweisbar, meistens zeigt er eine sehr gleichartige Struktur. In seiner unmittelbaren Umgebung ist er von einem feinen Hof von hellem körnigem Plasma umgeben. Da dieser Hof zuweilen fehlt und die oben geschilderte glänzende Substanz dann bis dicht an die Oberfläche des Kerns heranreicht, so hielt ich jene Bildung für ein etwa durch Schrumpfung des Kerns erzeugtes Kunstprodukt, allein man findet vielfach, dass von diesem Hof aus nach allen Richtungen radiär austrahlende feinste Plasmafäden von gleich körniger Beschaffenheit die starkglänzende Hauptmasse des Zellkörpers durchsetzen. Zuweilen erkennt man auch einen axialen Plasmastrang, in welchen der Kern eingelagert ist und dabei verschiedene Anordnung zeigt. Ferner ist der Kern nur selten doppelt und endlich fand ich niemals spiralfaden-

ähnliche, konzentrische oder querstreifige Strukturen, die bei Petromyzonten regelmässig erstere in Jugendzuständen, letztere im ausgebildeten Zustande bestehen.

Bei der mir vorliegenden Barbe waren alle Kolbenzellen gleich ausgebildet, d. h. sie hatten gleiche Grösse und keine erreichte die freie Oberfläche.

Alle diese Zellen standen auf der Epithelbasis mit schlankem Stile auf. Indessen betrachte ich das nur als einen vorübergehenden Zustand. Das Exkret bleibt mit den Zellen offenbar hier lange in der Epidermis abgelagert. Dass eine Lösung der Zellen von der Basalfläche der Oberhaut, ein Emporrücken in die oberen Zellenlagen und schliessliche Abstossung der Zellen eintritt, schliesse ich aus den Verhältnissen, wie wir sie bei Cyklostomen kennen lernten und, wie sie auch bei Karpfen, Idus u. a. Knochenfischen leicht nachzuweisen sind. Dort habe ich häufig den Vorgang der Abstossung von Kolbenzellen beobachtet, wie er auch schon von vielen Autoren geschildert wurde.

Die Substanz der Zellen ist eine schleimig-gallertige Masse, die in dem peripheren Teil des Zellkörpers gebildet wird und indem sie allmählich an Menge zunimmt, wird der plasmatisch bleibende Teil des Zellkörpers mehr und mehr eingeengt, umgiebt den Kern noch als feine Zone und sendet Fäden durch jene Substanz. Durch diese Fäden setzt sich die Zelle mit der Umgebung noch in direkte Beziehung, teils mit den intercellularen Saftbahnen, teils mit den benachbarten Zellen. Wenn durch weitere Zunahme der gallertigen Masse zuerst diese Plasmafäden und dann auch der Plasmahof um den Kern aufgebraucht ist, so hat die Zelle den höchsten Differenzierungsgrad erreicht. An der Bildung der Gallertsubstanz ist der Kern nicht so direkt beteiligt wie bei den Schleimzellen. Der Vorgang ähnelt mehr dem Verhornungsprozess, indem die Umbildung im Plasma selbst erfolgt und zwar in den oberflächlichen Teilen der Zelle, sodass gleichsam eine dicke Zellhülle entsteht, wie das beim Verhornungsprozess mehrfach beschrieben wurde. Nur wird hier eine andere Substanz gebildet.

Zur Beurteilung der Bedeutung dieser Zellen hat man verschiedene Verhältnisse zu berücksichtigen; erstens die Anordnung der Zellen, zweitens die Thatsache der Abscheiduug einer Substanz im Inneren des Plasmakörpers der Zelle und drittens den längeren Bestand ausgebildeter Zellen inmitten der Epidermis, ohne dass die Oberfläche erreicht wird. Ich bin nicht der Ansicht, dass eine solche Zelle nur eine einzige Funktion versieht. Diese Überzeugung erwächst aus der Berücksichtigung der angeführten Verhältnisse.

Dass diese Zellen exkretorische Bedeutung haben, dass sie also Drüsen-

zellen in gewissem Sinne darstellen, ergiebt sich aus der Thatsache, dass eine gallertige Substanz in ihnen in reichlicher Menge gebildet wird.

Da diese Substanz eine grössere Konsistenz besitzt, als die angrenzenden weichen Epidermiszellen, die in vielen Lagen hier angeordnet sind, so werden diese grossen Zellen auch naturgemäss die Bedeutung von Stützorganen der Epidermis haben, welche den anderen Zellen einen Schutz gegen mechanische Insulte gewährt. Dass bei vielen Fischen, diese Zellen fehlen spricht nicht gegen diese Auffassung, da, sie doch da, wo sie bestehen, eben diese Bedeutung haben müssen. Man kann höchstens sagen, dass sie zum Schutz der Epidermis nicht unerlässlich notwendig sind, dies zeigt ihr Fehlen bei vielen Fischen. Ihre stützende Funktion erklärt auch ihren langen Bestand zwischen den tiefen weichen Zellen der Epidermis. Von Bedeutung erscheint ihre ausschliessliche Anordnung an bestimmten Stellen der Epidermis, z. B. an der freien Oberfläche der Schuppen. Dieselbe legt den Gedanken nahe, dass sie irgend welche sensible Bedeutung haben. Dass keine Nervenfasern, zur Basis der Zellen verlaufend, nachweisbar sind, spricht nicht dagegen. Ich habe hier nicht spezifische Sinnesfunktion im Auge, sondern Druck- und Tastempfindung. Jeder äussere Druck muss auf diese Zellen, ihrem Bau und ihrer Grösse nach stärker einwirken als auf die kleinen indifferenten Epidermiszellen und diese Wirkung kann sich sehr wohl den die grossen Zellen umgebenden intraepidermoidalen Nervenfasern mitteilen. Ich nehme hier aber nicht Kontaktwirkung an, vielmehr bin ich der Ansicht, dass die in die Epidermis eintretenden Nervenfasern kontinuierlich in die feinen Verbindungsfäden, welche zwischen den Zellen in der Intercellularstruktur bestehen, übergehen, sodass ein kontinuierlicher Zusammenhang zwischen Nervenfaser und Zelle besteht. Dass die grossen Kolbenzellen auch an ihrer Oberfläche verbindende Fasern abgeben, habe ich schon erwähnt, auf Taf. IV, Fig. 1 a ist es von isolierten Zellen dargestellt. Diese Zellen stellen somit einen sehr vielseitig wirkenden Apparat dar. Dies hat nichts Befremdendes, denn alle Organe der Oberhaut werden bei höheren Formen vom Organismus zu den verschiedensten Dienstleistungen herangezogen. Ich erinnere nur an die vielseitigen Funktionen eines Haares. Warum sollten bei den hier bei Fischen bestehenden einfacheren Verhältnissen, wo eine einzige Zelle eine so voluminöse Ausbildung erfährt, die Leistung eines solchen Elementes nicht auch eine vielseitige sein?

Schleimzellen.

Die Schleimzellen sind genau so gebildet, wie im Stratum superficiale von Bdellostoma. Sie entstehen in den tiefen Lagen aus den Epidermiszellen und rücken mit diesen in die Höhe, werden an der Oberfläche entleert und abgestossen. Sie zeigen sich zerstreut, mehr vereinzelt in der Epidermis auf der

freien Oberfläche der Schuppe. In dichten Massen und meist mehrfachen Schichten finden sie sich aber an der Oberfläche der Schuppe in dem Teil, welcher von der davorliegenden Schuppe bedeckt wird. Diese Schleimzellen haben sicher nur exkretorische Funktion. Diese lässt eine geschützte Lagerung zweckmässig erscheinen. Wo eine solche durch die Ausbildung der Schuppen möglich erscheint, wird sie benutzt. An der besagten Stelle zeigt die Epidermis ganz das Verhalten, wie wir es bei den Cyklostomen in vielen Fällen kennen gelernt haben (vergl. Taf. I, Fig. 6 und Taf. II, Fig. 13). Sie unterscheidet sich von den Befunden der freien Oberfläche einer Schuppe nur durch die geringe Zahl von Zellenlagen, das Fehlen der Kolbenzellen und die reichliche Entwickelung von Schleimzellen.

Während an dieser Stelle die Oberhaut immerhin noch 7—8 Zellenlagen erkennen lässt, zeigt sie an der Unterfläche der Schuppe nur eine Dicke von 3—4 Zellenlagen. Dazu kommt noch, dass hier die basale Zellenlage nicht mehr aus Cylinderzellen besteht, wie dies auch an dem bedeckten Teil der Schuppenoberfläche sich fand, sondern, dass diese Zellen ganz abgeplattet sind. Aber auch hier treten, wenn auch mehr vereinzelt noch Schleimzellen zwischen den indifferenten Epidermiszellen auf. Kolbenzellen fehlen gänzlich.

Lymphatische Zellen.

Sehr reichlich sind in der Epidermis der Barbe die verästelten kleinen als l y m p h a t i s c h e Z e l l e n bezeichneten Gebilde vorhanden. Sie finden sich überall in der Oberhaut, sind aber an einzelnen Stellen reichlicher wie an andern. Sie bilden einen basalen Plexus. Derselbe liegt nicht, wie wir es bei der Forelle kennen lernen werden über der basalen Cylinderzellenschicht der Epidermis, sondern er umspinnt die basalen Teile dieser Zellen. Er ist somit tiefer als bei der Forelle angeordnet, steht in noch näherer Beziehung zur Lederhaut. In dem Bereich der feinen Oberfläche der Schuppe, da wo die Kolbenzellen sich finden, ist der Plexus so mächtig, dass er sich zwischen die 5—6 unteren Zellenlagen erstreckt. Es besteht in dieser ganzen Ausdehnung ein intercelluläres Kanalsystem, das ein kompliziertes Netzwerk darstellt. Das Innere der Kanäle ist sehr weit und unregelmässig buchtig. In demselben liegen die verästelten Zellen in dichten Massen. Ihr Bau stimmt mit dem der gleichen Elemente der Forelle überein. Gegen die freie Oberfläche der Epidermis zu nimmt das Kanalsystem ab und geht allmählich in die feineren Intercellularräume über, in welchen auch die feineren intercellulären Verbindungsfäden auftreten. Während in dem basalen Plexus die Zellen sehr dicht angehäuft sind, nehmen sie gegen die oberflächlichen Schichten mehr und mehr ab, sie finden sich aber vereinzelt auch zwischen den Zellen der oberflächlichsten Lagen.

In der Nähe des hinteren Randes der Schuppen fehlen an der freien Oberfläche in der Epidermis sowohl Kolben- wie Schleimzellen und hier be-

schränken sich die lymphatischen Zellen auf den angeführten tiefen, zwischen den basalen Teilen der tiefsten Cylinderzellen bestehenden Plexus. In den höheren Lagen der Epidermis fehlt nicht nur ein intercelluläres Kanalsystem, sondern es sind auch vereinzelte lymphatische Zellen nicht nachweisbar.

In den beiden Lamellen der Schuppentasche finden sich sehr reichlich lymphatische Zellen. Auch hier bilden sie den basalen Plexus, in der oben gegeschilderten Anordnung, dringen aber auch zwischen die Zellen der oberflächlichen Epidermislagen ein. Besonders reichlich, wie sonst nirgends in der Epidermis finden sie sich in der Tiefe der Tasche, da wo die Epidermis von der Unterfläche der Schuppe auf die Oberfläche der nächst hinteren Schuppe umschlägt.

In der geschilderten Weise finden wir die Epidermis der Barbe auf der ganzen Körperoberfläche gebaut, soweit dieselbe von Schuppen bedeckt ist. Vergleichen wir damit die Teile, welche keine Schuppen zeigen, so käme hier besonders in Betracht: Kopf, Bartfäden und Flossen.

1. Kopf. Auf der Stirn und Aussenfläche des Kiemendeckels bis zur Schnauze hin, finden wir die Epidermis sehr dick, aus 18—25 Zellenlagen bestehend. Hier finden sich alle angeführten Zellformen. Auch Kolbenzellen sind reichlich diffus darin verteilt von gleichem Bau und in gleicher Lagebeziehung zu den Schichten der Epidermis, wie ich es oben bei den beschuppten Teilen des Körpers schilderte. Sie zeigen dabei eine ausgesprochene Neigung zu Gruppenstellung. Schleimzellen sind sehr spärlich, aber überall vorhanden. Die lymphatischen Elemente sind sehr reichlich entwickelt, erfüllen in grosser Anzahl die sehr weiten intercellulären Kanäle zwischen den 6—8 basalen Zellenlagen. Gegen die Oberfläche zu nehmen sie an Zahl ab, sind aber überall noch vereinzelt nachzuweisen.

Auch bei der reichlichsten Ausbildung dieser Zellen in den tiefsten Schichten ist ein geschlossener basaler Plexus dicht über der Epidermisbasis immer vollkommen deutlich nachweisbar.

2. Schnauze und Lippen. An der Schnauze und besonders den Lippen ist die Epidermis ebenfalls sehr schichtenreich, sie kann bis 30 Zellenlagen besitzen. Sie ist nur aus indifferenten Epidermiszellen und lymphatischen Zellen zusammengesetzt, Schleim- und Kolbenzellen fehlen vollkommen.

Die indifferenten Epidermiszellen zeigen die gleichen Verhältnisse wie auf der Oberfläche der Schuppen: auf die basale Cylinderzellenschicht folgen zahlreiche Lagen rundlicher Zellen, die in den oberflächlichsten Lagen in abgeplattete Elemente übergehen. Auch hier zeigen sich Verhornungsvorgänge, wie ich es schon mehrfach geschildert habe, an der Peripherie der Zellen auftretend.

Die lymphatischen Zellen sind ausser in dem basalen Plexus auch zwischen den Zellen der 8—10 untern Lagen in Massen vorhanden, zahlreicher als die Epidermiszellen. Auch zwischen den Zellen der oberflächlichsten Lagen fehlen sie nicht ganz. Es bestehen hier wieder sehr weite intercelluläre netzförmig verbundene Kanäle, die nach der Oberfläche zu in die feineren Intercellularstrukturen übergehen.

3. Bartfäden. An den Bartfäden bleibt die Epidermis bis gegen die Spitze zu 16—20 Zellenlagen dick und besteht nur aus indifferenten Epidermiszellen und lymphatischen Elementen. Die ersteren zeichnen sich besonders in den mittleren Lagen durch beträchtliche Grösse aus. Sie erinnern an die Zellen in der Mitte von Perlorganen, die später zu besprechen sind. Lymphatische Zellen sind in reichlichen Massen in den Intercellularräumen der tiefen Zellenlagen zerstreut.

4. Flossen. Die Epidermis der Schwanzflosse zeigt nahe an der Wurzel der Flosse eine beträchtliche Dicke und ist aus allen vier Elementen zusammengesetzt. Kolben- und Schleimzellen sind überall zerstreut angeordnet, sodass man auf jedem Schnitt mehrere findet. Lymphatische Zellen sind sehr reichlich in den tieferen Lagen vorhanden. Gegen das Ende der Flosse zu verschwinden Kolben- und Schleimzellen und die Epidermis verhält sich genau wie an der Oberfläche der Schuppen in der Nähe von deren freiem hinteren Rande.

Innervation.

Die Innervation der Oberhaut konnte ich an Objekten, welche nach der Golgischen Methode in der von Ramon y Cajal angegebenen Modifikation behandelt waren, studieren. Ich nahm die Oberhaut von Stellen, welche keine Schuppen trugen, weil ein Entkalken der nach Golgi behandelten Objekte nicht möglich war, die Reaktion wurde zerstört. An der Haut, die der Stirn entnommen war, fand ich in dem Korium reichlich verästelte zarte markhaltige Nervenfasern, deren Achsencylinder intensiv geschwärzt waren. Sie behielten ihre Markscheide meist bis dicht an die Epidermis, wobei sie sich aber schon vielfach geteilt hatten. Manche Axencylinder liessen aber auch schon in der Lederhaut keine Markscheide mehr erkennen. In die Epidermis treten die Fasern bekanntlich stets ohne Markscheide ein. Sie verlaufen dann zwischen den basalen Epidermiszellen in die Höhe und gelangen sich reichlich verästelnd zwischen die Zellen der höheren Lagen. Auf Taf. III, Fig. 5 ist das Verhalten einer solchen Fibrille in der Epidermis dargestellt. Sie teilt sich hier mehrfach gabelig und ihr letzter Ast ist bis nahe zur Oberfläche der Epidermis verfolgbar. Hier geht er in ein reich verästeltes Gebilde (Chromatophore) über. Die Enden der geschwärzten Teile der Nervenfibrillen erscheinen hier teils mit einem kleinen Knöpfchen versehen, teils hören sie einfach ohne knopfförmiges Ende

auf. In einem andern Falle fand ich reichlicher verästelte Fibrillen in der Epidermis, wie ich es z. B. an der Epidermis eines Bartfadens auf Taf. III, Fig. 6 dargestellt habe. Hier sind die Fibrillen auch reichlich varikös. Stets hören die Fasern frei auf, sie erreichen hier nicht einmal die höheren Epidermislagen. Sehr auffallend erschien mir, dass diese Fibrillen zwar überall in der Epidermis nachweisbar sind, aber nirgends in gleichartiger dichter Menge geschwärzt waren. Stets waren es einzelne Fasren, mit wenigen Verzweigungen. Wenn die Verästelung reichlicher erkennbar war, so beschränkte sich dies doch nur auf einen kleinen Bezirk.

Wenn ich die neuere Litteratur über das intraepitheliale Verhalten der Nervenfasern durchsehe, so finde ich immer den Standpunkt vertreten, dass die Nervenfibrille im Epithel nach mehrfacher Verästelung frei endige. Von manchen Seiten wird auch angeführt, dass die feinste Nervenfibrille ins Innere einer Zelle eindringe und im Plasmakörper knopfförmig endige. Diesen Angaben kann ich nach meinen Befunden nicht beistimmen.

Wir sind nur berechtigt zu sagen, dass die nach dem Golgischen Verfahren eintretende Reaktion sich auf eine bestimmte Verlaufsstrecke des Nerven ausdehnt. Was wir als einfaches oder geknöpftes Ende der Nervenfibrille sehen, ist nicht das anatomische Ende derselben, sondern nur ein künstlich erzeugtes. Es giebt keinen zwingenden Grund, der die Annahme, man habe das natürliche Ende der Nervenfaser hier vor sich, bewiese. In der Regel wird auch gar nicht versucht diese Annahme zu begründen, sondern man macht es sich sehr leicht, indem man die Thatsache der Technik für die Thatsache der Natur erklärt und einfach von freien Nervenenden spricht.

Wenn ich die Grundanschauungen, welche ich mir von dem nervösen Zusammenhang der Organe und Elemente im Organismus gebildet habe auf Grund der vielfach gesehenen Thatsachen und auf Grund dessen, was uns die reiche Litteratur darüber vorlegt, zunächst ganz bei Seite lasse, so geschieht dies, weil ich eine solche Ausführung nicht für widerlegend gegen eine andere Auffassung betrachten kann. Man muss die Auffassung der freien Nervenenden, die auf etwas künstlich Hergestelltem beruht, auch durch andere Thatsachen der Technik in erster Linie widerlegen. Die erste wichtige Thatsache, die gegen die Auffassung, man habe in den Enden der durch die Reaktion geschwärzten Fibrillen das natürliche Ende der Nervenfaser vor sich, spricht, bietet uns die Unsicherheit und Ungleichmässigkeit im Auftreten der Reaktion. Wir wissen, dass bei vielen Wirbellosen und ebenso bei vielen Wirbeltieren die Reaktion überhaupt ausbleibt. Es treten nirgends die Nerven hervor und doch wird nie-

mand ihre Existenz bestreiten. War es doch bis vor kurzem unmöglich, die Nerven in der Haut der Fische und Amphibien mit der Osmium- und Goldmethode sichtbar zu machen. Ferner sehen wir, dass am gleichen Objekt die Reaktion niemals an allen Nerven eintritt. Es sind sogar häufig die meisten Achsencylinder in grösseren Nervenfasern nicht geschwärzt, aber auch im farblosen Zustande wohl erkennbar. Erst an einem Punkte der Nervenfaser fängt die Reaktion an und erstreckt sich verschieden weit auf die peripheren Verästelungen.

Wie wir nun mit Sicherheit sehen, dass der Anfang der geschwärzten Strecke nicht dem Anfang der Nervenfaser entspricht, sondern die Reaktion irgendwo im Verlauf des Nerven anfängt, ebenso haben wir nicht ein Recht in der Stelle, wo die Reaktion aufhört, das natürliche Ende der Nervenfibrille zu erblicken. Wenn wir auch über die geschwärzte Strecke hinaus eine ungefärbte Fibrille nicht mehr erkennen, so sehen wir doch erstens eine sehr grosse Ungleichheit in der Ausdehnung der verschiedenen Aeste des Endbäumchens bestehen und ferner findet man häufig streckenweise die Reaktion unterbrochen und an der Zwischenstrecke zwischen zwei solchen Enden, wo sicher die kontinuierliche Faser besteht, die nur nicht durch die Reaktion sichtbar geworden ist, können wir auch keine Spur davon erkennen.

Wie vereinzelt die Reaktion oft eintritt, zeigt uns ein Blick auf die Epidermis. Nur ganz spärliche Nerven finden sich hier bei der Barbe, während doch sicher die ganze Epidermis davon durchsetzt sein muss. Das Gleiche sehen wir an den Endknospen, wie ich später ausführe. Nur ganz selten sind alle Zellen geschwärzt, meist nur einige oder wenige und hier erkennt man unmittelbar neben den geschwärzten Zellen die gleichartigen, aber ganz ungefärbt gebliebenen.

Diese Thatsachen der unvollkommenen Reaktion sind jedenfalls sehr bedeutsam und mahnen zur Vorsicht, indessen widerlegen sie noch nicht die Deutung des freien Endes. Warum tritt nicht wenigstens hin und wieder eine Verbindung der geschwärzten Fibrillen mit Zellen auf? Hierzu ist zu bemerken, dass zum Sichtbarwerden einer solchen Verbindung doch vor allem die Epidermiszellen von der Reaktion betroffen sein müssten. An diesen bleibt aber die Reaktion stets aus und somit wird auch ihre direkte Verbindung mit Nervenfasern nicht erkennbar durch die Methode.

Wir kennen aber Zellformen, an welchen die Reaktion eintritt: dies sind die Sinneszellen der Endknospen; bei diesen ist es aber auch leicht, den direkten Zusammenhang der Nervenfaser mit der Zelle nachzuweisen. Ich werde unten ausführen, in welchen Teil der Zelle der Achsencylinder direkt übergeht und

dass die Nervenkörbe, welche die Sinnesknospe umspinnen, damit nichts zu thun haben. — Wie verhält es sich nun aber mit der Thatsache, dass vielfach frei über die freie Oberfläche der Epidermis hervortretende Nervenfibrillen gesehen worden sind? Hierbei muss man nicht vergessen, dass die oberflächlichen Schichten der Epidermis in fortwährender Abschilferung begriffen sind, sodass sehr leicht durch Abstossen der Zellen eine Nervenfibrille oberflächlich blossgelegt wird. Darin ihr normales freies Ende zu erblicken, ist voreilig und trägt den Verhältnissen nicht Rechnung. Zwischen dem, was man als peripheres Ende einer geschwärzten Nervenfaser sieht und den Epidermiszellen liegt noch sehr Vieles, das auch durch die Golgische Methode nicht sichtbar gemacht wird. Ich erinnere nur an die Intercellularstrukturen, die man auch ungfärbt ganz wohl erkennt.

Wenn uns diese Methode auch unendlich viel Neues gezeigt hat, so müssen wir uns doch in den Deutungen dessen, was wir sehen, bescheiden und nicht mit der Vorstellung an die Dinge herantreten, wir sähen nun Alles bis zum letzten Ende. Durch sämtliche mit der Golgischen Methode uns bekannt gewordenen Thatsachen, die uns besonders für den Faserverlauf im Centralnervensystem so wertvolle Aufschlüsse geboten haben, ist doch nicht die Auffassung, dass wir in den Nervenfasern Verbindungsbahnen zwischen Zellen zu erblicken haben, widerlegt. Alles das, was als Endbäumchen von den Ausläufern der hinteren Wurzeln im Rückenmark oder von Nervenfaserkörben um Ganglienzellen beschrieben und abgebildet ist, kann ich nur von dem oben ausgeführten Standpunkte aus betrachten. Wie sich uns die Struktur der Punktsubstanz im Centralnervensystem Wirbelloser durch die Methode nicht erschliesst, so ist uns auch das feinere Verhalten der grauen Substanz von Gehirn und Rückenmark der Wirbeltiere noch unbekannt. Wir haben kein Recht, von dem Vorhandensein dieser Lücke unseres Wissens absehend, in den wenigen geschwärzten Teilen der grauen Substanz die einzigen nervösen Elemente zu erblicken und durch die Technik hervorgebrachte Faserenden für die natürlichen Endigungen nervöser Bahnen zu halten. Ferner möchte ich hier betonen, dass wir neben all diesem lückenhaften Erkennen doch in zwei Thatsachen den Beweis vor uns sehen, dass eine Nervenfaser direkt zur Zelle verläuft und sich mit ihrem Plasmakörper verbindet. Dies sind einmal die im Rückenmark aus den grossen Zellen der Vorderhörner hervorgehenden Fasern, welche in die Achsencylinder motorischer Bahnen übergehen und ferner an der Peripherie sehen wir Achsencylinder direkt in die Zellen der Hautsinnesknospen eingehen. Es sind also doch solche direkte Verbindungen bekannt, bei deren Wesen die Kontaktwirkung keine Rolle spielen kann; umso vorsichtiger sollte man sein mit der

Verwertung technisch unvollkommener Bilder. Ich bin kurz auf diese Befunde und ihre Bedeutung im Centralnervensystem eingegangen, um mich nicht dem Vorwurfe auszusetzen, ich hätte von den Befunden an der Haut aus die Thatsachen zu einseitig beurteilt.

Nach meinen Befunden an der Epidermis der Barbe finde ich, dass überall in die Oberhaut Nervenfasern eintreten und sich intercellulär verästeln. In solchen Fasern sind offenbar die Auflösungen sensibler Nerven gegeben, deren letzten Zusammenhang mit den Zellen der Epidermis wir durch die Methode nicht sichtbar machen können, dessen Existenz aber dadurch nicht widerlegt ist. An vielen Punkten scheinen mir die Nervenfibrillen zu den grossen verästelten Chromatophoren in der Epidermis in direkte Beziehung zu treten. Diese Verhältnisse habe ich indessen nicht weiter verfolgt.

Hautsinnesorgane.

Zur Beurteilung der Hautsinnesorgane haben wir letztere nach 4 Richtungen zu untersuchen: Es handelt sich 1. um den Bau des Einzelorgans, wobei seine Beziehung zum Nerven mit inbegriffen ist; 2. um die Art seiner Einlagerung in der Epidermis. Diesen Verhältnissen glaube ich speziell Rechnung tragen zu müssen, weil dadurch gewisse Scheidenverhältnisse, die für weitere Probleme von Bedeutung sind, eine Klarstellung erfahren; 3. handelt es sich um die topographische Verteilung der Organe auf dem Körper und 4. um die Rückbildungserscheinungen an diesen Organen und ihre Konsequenzen.

1. Bau der Organe.

Bau der Organe.

Ich fand bei der Barbe 3 Arten von Hautsinnesorganen.

End-knospen.

a) Erstens solche, welche aus ganz gleichartigen Zellen zusammengesetzt waren. Alle diese Zellen waren lang, stäbchen- oder fadenförmig und besassen einen basal angeordneten spindelförmigen Kern. Die Elemente sind dicht zusammengeschlossen, sie bilden eine Sinnesknospe (Leydig, F. E. Schulze, Merkel u. A.). Dieselbe besitzt eine gegen das unterliegende Bindegewebe gerichtete konvexe Basis. Der konvexe Teil lässt mit starken Vergrösserungen eine feinfaserige Struktur erkennen; unmittelbar über diesem Teil der Knospe liegen die Kerne der Sinneszellen in einer Zone dicht zusammen geschlossen. Nur die Kerne der an der Peripherie gelegenen Zellen nehmen eine etwas höhere Lage ein. Der Zellkörper besteht über dem Kern durchweg aus einem sehr feinkörnigen Plasma. In der gleichen Knospe kommen Verschiedenheiten vor, insofern der Inhalt einer oder der andern Zelle trübkörniger erscheint, als in den benachbarten, ohne dass etwa

centrale und periphere Zellen in solchem Sinne unterscheidbar wären, vielmehr sind diese Differenzen ganz unregelmässig. An der freien Oberfläche ist die Knospe glatt abgeschnitten, zuweilen besteht hier eine leichte muldenförmige Vertiefung. Die Oberfläche der Knospe liegt immer um ein weniges tiefer als die Oberfläche der angrenzenden Epidermis. Zuweilen kommen zwischen den fadenförmigen Elementen der Organe kleine Rundzellen vor, welche teils zwischen den Kernen der Sinneszellen, teils auch höher, zwischen den fadenförmigen Zellkörpern angeordnet waren. In einer Knospe fand ich 6 solcher Elemente, in einer danebenliegenden war nicht ein einziges nachweisbar. Wenn überhaupt solche Zellen sich in der Sinnesknospe finden, so sind es meist nur eine oder zwei.

Sie gleichen genau den lymphatischen Zellen der Epidermis und da sie in sehr vielen Sinnesknospen fehlen, kann ich sie nicht als integrierende Bestandteile derselben anerkennen, es sind nur gelegentlich vorhandene fremde Eindringlinge.

Endhügel. b) Eine zweite Form der Hautsinnesorgane sind viel voluminösere Gebilde. Sie besitzen nicht eine Knospenform, sind aber auch scharf gegen die Umgebung abgegrenzt. Sie setzen sich aus verschiedenen Zellformen zusammen. Zunächst ist ein axialer und ein peripherer Teil an einem solchen Organe zu unterscheiden, deren Elemente bei Doppelfärbungen sich verschieden tingieren. Der axiale Teil besteht zum Teil aus birnförmigen Zellen mit kugeligen Kernen, zum Teil aus fadenförmigen Zellen, wie ich sie auch in den Endknospen geschildert habe. Während die Birnzellen in der Achse des Organs eine oberflächliche Lage einnehmen, sind die fadenförmigen Zellen unmittelbar um dieselben angeordnet und erstrecken sich durch die ganze Höhe eines Organs, in dessen Ausdehnung die Epidermis nur einschichtig ist. Da die langen spindelförmigen Kerne in den letztgenannten Zellen verschieden angeordnet sind, in sofern sie zum Teil basal, teils auch einen höheren Platz in der Zelle einnehmen, kann ein mehrschichtiges Verhalten vorgetäuscht werden. Darüber geben Macerationspräparate leicht Aufschluss. Diese Elemente, sowohl die birnförmigen, als die fadenförmigen nehmen eine blassviolette Färbung an, wenn man nach Karminfärbung mit Hämatoxylin und Säurefuchsin-Pikrinsäure nachfärbt.

Die peripheren Zellen zeigen auch einen fadenförmigen Bau. Sie umgeben die centralen Zellen als 2—3 facher Mantel und färben sich bei der obigen Methode intensiv blau. Auch ihre Kerne nehmen diese Farbe an.

Solche Organe sind viel komplizierter gebaut, als die zuerst geschilderten

Sinnesknospen. Bei den letzteren müssen alle Zellen, da sie durchaus gleichartig waren, als Sinneszellen aufzufassen sein. Hier nun sehen wir, dass Sinneszellen von zweierlei Form vorhanden sind: die Birnzellen und die darum befindlichen Fadenzellen. An der Peripherie des Organs finden sich einige Lagen der letzteren in einem offenbar umgebildeten Zustande, in welchem sie wohl keine Sinneszellen mehr darstellen. Fragen wir nach ihrer morphologischen Bedeutung, so ist der Umstand sehr ins Gewicht fallend, dass sie die gleiche Farbenreaktion geben, wie die kleinen Schleimzellen der Epidermis. Die Blaufärbung mit Hämatoxylin und ebenso mit Methylenblau zeichnet die Schleimzellen aus. Dazu kommt noch, dass an der Oberfläche des Sinnesorgans eine geringe Menge von Schleim nachweissbar ist, der nur von den besagten peripheren Zellen herrühren kann. Ich komme demnach naturgemäss zu dem Schlusse, dass an voluminöser entfalteten Sinnesorganen der Epidermis hier an der Peripherie eine Anzahl von ursprünglichen Sinneszellen ihren Charakter als Sinneszellen aufgeben und zu Schleimzellen von eigentümlicher Art werden. Sie bieten insofern sie ihren schleimigen Inhalt auf die freie Oberfläche ergiessen, einen Schutzapparat für die inneren Sinneszellen und diese ihre Bedeutung ist wohl der Grund ihrer nicht völligen Rückbildung. Sie erleiden somit einen Funktionswechsel.

Dass sie aus Sinneszellen hervorgehen, ergiebt ihre völlig mit jenen übereinstimmende Form und ihre Anordnung derart, dass sie noch unmittelbar Teile des scharf abgeschlossenen Sinnesorganes darstellen.

Von diesen Hautsinnesorganen, welche die von Leydig, F. E. Schulze, Merkel u. v. A. beschriebenen Endhügel darstellen, ist noch anzuführen, dass sie von sehr verschiedener Grösse sein können. Dadurch werden Übergänge zur nächsten Form von Hautsinnesorganen geschaffen, welche aber in der Tieflagerung eine wesentlich andere Beziehung zur Aussenwelt erkennen lassen.

c) Die dritte Form von Hautsinnesorganen stellen die in die Kopf- und Seitenkanäle eingelagerten Organe dar, welche eine grosse plattenförmige Ausbildung erfahren. Sie sind ebenfalls ganz scharf gegen die Umgebung abgegrenzt und zeigen sich aus vier Zellenformen zusammengesetzt: 1. birnförmige Zellen, 2. fadenförmige Zellen, 3. Schleimzellen und 4. lymphatische Elemente. Endplatten.

Diese vier Zellformen sind in der ganzen Ausdehnung der Platte ziemlich gleichmässig verteilt nebeneinander nachweissbar, so dass keine derselben etwa bestimmte Gruppenanordnung erkennen liesse. An der Peripherie der Platte aber bilden mehrere Lagen von fadenförmigen Zellen einen kompakten Abschluss gegen das angrenzende indifferente Epithel, welches die Kanäle auskleidet. Bei

diesen Organen, welche in ihrem epidermoidalen Teile eine grosse Übereinstimmung mit den Hautsinnesorganen, wie ich sie bei Petromyzon beschrieb, zeigten, fehlt völlig jene dort so hervortretende Beteiligung des Korium am Gesamt-Aufbau der Gebilde.

Innervation der Hautsinnesorgane.

Die Innervation der Hautsinnesorgane untersuchte ich bei der Barbe mit Osmiumsäure, Goldchlorid und mit der Golgischen Chromsilbermethode nach der Ramon y Cajalschen Modifikation. Die beiden ersten Methoden liessen mich über die wesentlichsten Verhältnisse im Unklaren, wogegen die Chromsilbermethode alles zeigt, was man wünschen kann (Taf. III Figg. 4 und 6).

Ich untersuchte zunächst Sinnesknospen der einfachsten Form, wie sie an den Bartfäden und in der Stirnhaut allenthalben entwickelt sind. Die Organe sitzen meist auf hohen fadenförmigen Papillen. In dieser Papille finden wir neben Blutkapillarschlingen zwei Formen von Nervenfasern. Erstens verläuft in der Achse einer Papille eine dicke markhaltige Nervenfaser, häufig mehrere zusammengeschlossen, besonders an den Bartfäden, wo jede Papille sich terminal in fünf und mehr sekundäre Papillen teilt, deren jede einzelne ein Sinnesorgan trägt. Zu jeder einzelnen Sinnesknospe sah ich meist eine Nervenfaser hintreten, zuweilen waren es mehrere, die stets in der Achse der Papille verliefen. An die Basis der Sinnesknospe gelangt, finde ich, dass der Achsencylinder sich auflöst in kurze dicke Fortsätze von verschiedener Zahl. Diese Fortsätze bilden, wie ich sehe, ein Netzwerk, dessen Fasern nach oben direkt in die Sinneszellen übergehen. Die Letzteren zeigen in der Regel an ihrer Basis einen dicken einfachen oder mehrfach geteilten Fortsatz, durch welchen die direkte Verbindung vermittelt wird. Wie ich in den fadenförmigen Zellen die spezifischen Sinnesepithelzellen erblicke, welche den äusseren Reiz unmittelbar aufnehmen, so kann ich auch in den zu diesen Zellen tretenden Nervenfasern nur die spezifischen Sinnesnerven erkennen und es besteht unzweifelhaft ein direkter Zusammenhang zwischen Sinneszelle und Nerv. Wenn die Reaktion sehr stark eingetreten ist, so erscheint alles schwarz und man kann nicht genau klar werden über die Art der Verbindung zwischen Nervenfibrille und Epithelzelle. Ist die Reaktion weniger intensiv eingetreten, so erkennt man, dass die Nervenfibrille ganz gleichartig dunkel, fast schwarz erscheint und kontinuierlich in die Zelle und zwar in deren periphere Teile sich fortsetzt. Sie geht also in die äussere Schicht des Plasmakörpers über. Dies erkennt man nicht an geschlossenen Knospen, weil hier infolge des dichten Zusammenliegens der Zellen die peripheren Teile derselben sich unmittelbar berühren und somit der Eindruck erweckt wird, als verliefen die Nervenfasern intercellulär. Wenn man Schnitte findet, an welchen die Zellen der Knospen mehr isoliert liegen, getrennt von einander, so erkennt man

leicht, dass die centralen Teile der Zelle, der Kern sowohl, als von ihm nach oben verlaufend ein axialer Teil heller geblieben ist, während der periphere Teil des Plasmakörpers sehr dunkel, fast schwarz erscheint. In diesen äusseren Teil geht die Nervenfibrille kontinuierlich über.

Wenn die geschilderten axialen Nervenfasern der Papille die einzigen zu dem Hauptsinnesorgan tretenden Nerven wären, so wären die Verhältnisse einfach und mit dem Vorstehenden erledigt. Es finden sich aber noch andere Nerven, welche zu der Sinnesknospe in Beziehung stehen. Die Nerven sind verschieden von den soeben beschriebenen durch ihre Dicke, durch ihre Verästelungsweise und durch die Art der Beziehung zur Knospe.

Sie stellen ungemein feine, bei gelungener Reaktion intensiv schwarze Fäden dar, etwa den dritten Teil so dick wie die axialen Nerven. Ihre Verästelung findet in der Weise statt, dass sie vielfach Netze zu bilden scheinen, doch mag es sein, dass an den scheinbaren Knotenpunkten des Netzes thatsächlich zwei feine Fibrillen gekreuzt übereinander verlaufen. Die Fasern zeigen zuweilen variköse Verdickungen. Solche Nervenfibrillen verlaufen in der Papille, welche zur Sinnesknospe führt, dicht an der Epithelbasis, sie umspinnen somit den bindegewebigen Teil der Papille. Zur Sinnesknospe gelangt, behalten sie diese Anordnung bei. Sie breiten sich um die ganze Knospe in Form eines korbartigen Geflechtes aus, welches sich fast bis zur freien Oberfläche der Knospe erstreckt. Diese Fasern entsprechen den schon vielfach geschilderten Korbfasern, wie sie z. B. Retzius, Golgi, Ramon y Cajal, Lenhossék u. A. dargestellt haben. Hinsichtlich der Form dieses Korbgeflechtes ist zu erkennen, dass zwar längs der Knospe die meisten Fibrillen verlaufen, es finden sich aber stets quere Verbindungen zwischen den Längsfibrillen, so dass man die Verlaufsweise dieser Fasern nicht auf die langen fadenförmigen Sinneszellen beziehen darf.

Wie verhalten sich nun diese Nervenfibrillen zu der Sinnesknospe? Die herrschende Ansicht ist die, dass dieselben spezifische Sinnesnerven seien, auf welche die Sinneszellen durch Kontaktwirkung ihre Eindrücke übertragen.

Diese Anschauung kann ich nicht teilen, obgleich sie jetzt so allgemein angenommen wird. Wir finden, dass in dem kontinuierlichen Zusammenhange der Sinneszellen der Knospe mit den zu ihrer Basis herantretenden dicken Achsencylindern ein ganz natürlicher Weg zur Überführung des Reizes zum Nerven und damit zum Centralorgan geboten ist.

Es ist darum nicht notwendig, dem peripheren Korbgeflecht eine durch Kontaktwirkung vermittelte gleiche Bedeutung beizumessen. Ihrem Kaliber und ihrer Verbreitungsweise nach stimmen die fraglichen Fasern vielmehr überein mit den sensiblen Nervenfibrillen, welche überall in der Epidermis nachweisbar

sind. Es erscheint mir sehr fraglich, dass die Endverzweigung der das Korbgeflecht darstellenden Fasern den einzigen Endapparat dieser Nervenfibrillen darstellen ob nicht vielmehr Faserenden in demjenigen Teil des Flechtwerks, welcher in dieser Papille, an deren Peripherie sich findet, eine gleiche Bedeutung besitzen. Letztere breiten sich an der Basis des die Papille bekleidenden Epithels aus und es fragt sich, ob die Fibrillen des Korbnetzes nicht vielmehr zu dem die Knospe begrenzenden Epithel als zur Knospe selbst in Beziehung treten. Ich habe mich bemüht, Fibrillen zu finden, welche zwischen die ausserhalb der Knospe liegenden Epidermiszellen eindringen, ihr Nachweis ist mir noch nicht gelungen. Gleichwohl ist die Thatsache von der grössten Bedeutung, dass zweierlei Nervenfasern zu einer Sinnesknospe treten, welche doch nur aus einer Form von Zellen zusammengesetzt ist (vergl. auch Lenhossék).

Wenn uns auch der Befund an der Knospe selbst keine Sicherheit für die Deutung des Nervenbefundes, soweit er die periphere Korbbildung betrifft, bietet, so giebt es doch einen Weg, auf welchem man der Lösung dieses Problems näher kommen kann. Hierzu betrachte man das Verhalten der Nervenstämme in dem Bindegewebe unter der Epidermis. Am geeignetsten zur Beurteilung dieser Verhältnisse sind die Bartfäden, in deren Achse mächtige Nervenstämme verlaufen.

Prüft man diese Gebilde auf Querschnitten genauer, so findet man, dass die in der Achse verlaufenden dicken Nervenstämme nicht die einzigen Nerven der Bartfäden darstellen. Diese Stämme besitzen dicke Achsencylinder und fortwährend lösen sich Fasern von ihnen ab, welche ohne ihr Kaliber zu ändern zu den Sinnesknospen hinverlaufen, um hier als axiale Papillennerven mit den Basen der fadenförmigen Zellen der Sinnesknospen in Verbindung zu treten. Um diese dicken Nervenstämme, in welchen ich die spezifischen Sinnesnerven erblicke, finden sich aber ganz scharf von diesen unterscheidbar zartere Nervenbündel, aus feineren Nervenfasern bestehend, deren Achsencylinder schon die feinere Beschaffenheit besitzen, wie sie in den Fibrillen der Korbfasern um einzelne Sinnesknospen nachweisbar sind. Solche Nerven sind ebenfalls markhaltige Fasern und lassen sich als solche überall bis dicht unter die Epidermis verfolgen. Wenn wir nun sehen, wie aus diesen die feinen Fibrillen hervorgehen, welche in die Epidermis allenthalben eintreten, und hier nur die Bedeutung von sensiblen Nerven haben können, wenn wir ferner berücksichtigen, dass diese Fibrillen mit den das Korbgeflecht der Sinnesknospen bildenden Fasern vollkommen übereinstimmen und dass die zu den Zellen der Sinnesknospe selbst hinverlaufenden Fasern davon in ihrem ganzen Verlauf scharf unterscheidbar sind, so komme ich naturgemäss zu dem Schlusse, dass

wir in den peripheren Korbfibrillen der Sinnesknospen nicht spezifische Sinnesnerven, sondern sensible Fasern vor uns haben, deren reichliche Ausbildung um die Sinnesknospen verständlich erscheint. Dass die unmittelbare Umgebung der Sinnesknospen auch mit einfachen sensiblen Nerven stärker versorgt ist, wird die naturgemässe Folge davon sein, dass diese Punkte der Epidermis zur Aufnahme von äusseren Eindrücken in viel höherem Masse in Anspruch genommen wird, als die übrige Epidermis, es wird also mit der Ausbildung einer spezifischen Sinnesempfindung die Entwickelung einer feineren oder intensiveren Gefühlsempfindung naturgemäss Hand in Hand gehen und das findet in der reichlicheren Ausbildung sensibler Fasern seinen anatomischen Ausdruck.

Ich habe versucht diese Verhältnisse der Sinnesknospen an einigen Abbildungen, welche alle mit dem Abbe'schen Zeichenapparat dargestellt wurden zu veranschaulichen (Taf. III, Fig. 4 und 6). Dabei benutzte ich die Vorteile der Methode, welche uns in vielen Fällen nur teilweise Reaktion zeigt. In manchen Knospen war die Reaktion nur im Verlauf der axialen Sinnesnerven erfolgt, in anderen Fällen nur im Bereich der Korbfibrillen. Ausserdem fanden sich viele Knospen, an welchen beide Nerven nebeneinander geschwärzt erschienen. Letztere eignen sich der Komplikation des Bildes wegen weniger zur bildlichen Wiedergabe. Ich habe nur auf Taf. III, Fig. 4 an der rechts gelegenen Sinnesknospe einen derartigen Befund angedeutet. Solche Bilder schliessen den Einwand aus, den man meinen oben gegebenen Ausführungen entgegnen könnte, dass nämlich die korbartigen Fibrillen nur bei geringer Reaktion sichtbar wurden, während bei stärkerer Reaktion die Fasern mit den Zellen dunkler gefärbt wurden und dann dicker erschienen, sodass man nicht von zweierlei Nerven sprechen dürfte, sondern die ungleichen Befunde auf verschiedener Intensität der Einwirkung des Reagens beruhten. In betreff der Zellen der Sinnesknospen selbst fiel mir auf, dass in vielen Fällen zwar alle Zellen gleichmässig geschwärzt erschienen, in den bei weitem meisten Knospen aber beschränkte sich dies auf eine geringere Zahl von Zellen, oft nur eine einzige meist zwei oder drei Zellen, während die übrigen ungefärbt blieben. An vielen Knospen blieb die Reaktion ganz aus. Es wäre irrig daraus den Schluss zu ziehen, dass die Zellen in den Knospen verschiedene Bedeutung hätten. Wir sehen überall, auch an den Nerven, dass die Reaktion bei dieser Methode sehr ungleich auftritt und keineswegs z. B. auch den Nerven in seinem ganzen Verlauf betrifft. Wir dürfen demnach keine weiteren Schlüsse an solche Befunde teilweiser Reaktion knüpfen. Dass geringe chemische Unterschiede in dem Verhalten der Zellen einer Knospe bestehen, ist wohl sicher und diese mögen wohl eine Rolle spielen, insofern dann leichter oder schwerer die Reaktion in benachbarten Zellen eintritt, ohne dass

ein wesentlicher morphologischer oder physiologischer Unterschied in solchen Zellen zu bestehen braucht. Zu den Endhügeln verlaufen die spezifischen Sinnesnerven axial zu den birnförmigen Zellen und zu den fadenförmigen Zellen, wo sie das gleiche Verhalten zeigen wie bei den Endknospen. Einen peripheren Nervenkorb konnte ich nicht nachweiszn. Die Innervation der Endplatten ist entsprechend der Flächenausbreitung dieser Organe modifiziert. Wie birnförmige Sinneszellen und Stützzellen regellos nebeneinander angeordnet sind, so sehen wir auch Nervenfasern teils zu den ersteren treten, teils zu den fadenförmigen Zellen verlaufen. Ihre Bedeutung hier lässt sich eben so wenig beurteilen, wie wir Genaues über die Funktion dieser Organe aussagen können.

Anordnung in der Oberhaut.

2. Die Art der Einlagerung der Hautsinnesorgane in der Epidermis.

Die Hautsinnesorgane nehmen einen sehr verschiedenen Platz in der Epidermis ein, so weit es sich um in der freien Haut angeordnete Gebilde handelt. In den Seiten- und Kopfkanälen, in welchen die Epidermis aus sehr wenigen Schichten besteht, liegen die Sinnesplatten in gleichem Niveau mit dieser Oberhaut, bilden höchstens vermöge der Höhe ihrer Elemente geringe flache Prominenzen. Auf ihre näheren Beziehungen zu den unmittelbar angrenzenden Epithelzellen komme ich noch zurück. — Hier habe ich zunächst die in der freien Haut liegenden Sinnesknospen und Endhügel im Auge, die sowohl am Kopf als am Rumpf, auf den Schuppen, sowie auf den Flossen in grosser Anzahl und Verbreitung nachweisbar sind. Die Sinnesknospen kommen vor in Hochlagerung und Tieflagerung, während die Endhügel nur in Tieflagerung gefunden werden (Taf. III, Fig. 7 u. 8). Was ich darunter verstehe, ergiebt sich aus Folgendem: Viele Sinnesknospen und alle Endhügel sitzen mit ihrer Basis auf der ganz glatt darunter wegziehenden Basis der Epidermis. Da die letztere nun durch viele Zellenlagen eine beträchtliche Dicke erhält, während die Sinnesorgane nur eine einschichtige Zellenlage darstellen und trotz der Höhe ihrer Elemente die Dicke der Epidermis oft nicht erreichen, so zeigt die Epidermis an den Stellen, wo ihr solche Organe eingelagert sind, kleine Grübchen, in deren Grund das Organ sitzt. Solche Anordnung bezeichne ich als Tieflagerung des Sinnesorganes. In andern Fällen, besonders an den Bartfäden, aber auch an Stirn und auf den Schuppen bildet die Lederhaut an der Stelle, wo die Sinnesknospe liegt, eine fingerförmige Papille, welche hoch bis in die oberflächlichsten Lagen der Epidermis hineinragt und auf der Spitze der Papille sitzt die Sinnesknospe auf. Die freie Oberfläche der Sinnesknopse liegt hierbei in einer glatten Ebene mit der Oberfläche der Epidermis. Solche Sinnesknospen bezeichne ich als hochgelagerte. Letztere sitzen besonders auf den Bartfäden in Gruppen von fünf und mehr Organen zusammen. Unter solcher

Gruppe erhebt sich eine grosse Papille. Diese teilt sich an ihrer Spitze in ebensoviele sekundäre Papillen als Sinnesorgane zu einer Gruppe vereinigt sind und auf jeder solchen sekundären Papille sitzt eine Sinnesknospe.

Wir haben nun zu bedenken, dass die einschichtig angeordneten Zellen der Sinnesknospe sich aus der basalen Zellenschicht der Epidermis differenziert haben. In einem Stadium, in welchem die Oberhaut aus zwei Zellenlagen besteht, hat die tiefe Lage Cylinderzellen, die oberflächliche besteht aus platten Elementen. Letztere werden an der Stelle, wo sich eine Sinnesknospe bildet, abgeschilfert und die tiefe Lage tritt frei zu Tage.

Wir finden nun, dass in der Umgebung der scharf abgegrenzten Sinnesknospe bei ganz jungen Tieren ein Spaltraum besteht, welcher von der Epithelbasis aus zwischen den peripheren Zellen der Sinnesknospe und den angrenzenden Epidermiszellen hereinreicht bis gegen die freie Oberfläche hin; hier aber stehen die oberflächlichen Teile der Zellkörper der Sinneszellen in fester Verbindung mit den angrenzenden Epidermiszellen. Welcher Art sind nun die Epidermiszellen, welche der Längsseite der peripheren Sinneszellen anliegen? Wir sehen, dass später im ausgebildeten Zustande kein Spaltraum zwischen Sinnesknospe und umgebender Epidermis besteht, sondern dass letztere Zellen fest der Sinnesknospe angelagert sind. Diese Zellen können zweierlei Art sein: entweder es sind Elemente der verschiedenen Schichten der Epidermis, die, während die Elemente der Sinnesknospe in die Länge wuchsen und die angrenzende Epidermis eine mehrschichtige Beschaffenheit annahm, sich seitlich an ihnen emporgeschoben haben, oder aber es sind ausschliesslich Zellen der basalen Epidermisschicht, welche sich um die Sinnesknospe emporgebuchtet hat und deren Zusammenhang mit den ebenfalls der basalen Schicht der Epidermis zugehörigen Sinneszellen sich auf die oberflächlichsten Teile der Zellkörper der letzteren beschränkt. Man kann sich dies so vorstellen, dass die Sinneszellen selbständig in die Tiefe wachsen, indem jede Zelle in die Länge wächst und ebenso die umgebende Epidermis unter Schichtenbildung in die Tiefe dringt. So bildet sich im Weiterwachsen jener Teile ein Spaltraum zwischen Sinnesknospe und angrenzender Epidermis aus, in welchen Bindegewebe nicht eindringt. Der letztere Umstand mag seinen Grund darin haben, dass die Teile fest aneinandergelagert sind bereits zu der Zeit, wo sie mit einander in die Tiefe wachsen. Während sie sich in dieser Weise ausbilden, besteht keine innige Verbindung zwischen Sinneszellen und angrenzenden Epidermiszellen, und darum tritt bei Anwendung von Reagentien leicht hier ein Spaltraum auf. Wenn das Wachstum abgeschlossen ist, derart, dass die Sinnesknospe ihre bleibende Ausbildung erreicht hat und die Epidermis aus vielen

Schichten besteht, findet eine feste Verbindung zwischen Sinneszellen und angrenzenden Epidermiszellen statt, und man findet dann niemals nach irgend einer Behandlungsweise einen Spaltraum an jener Stelle. Dies weist wieder darauf hin, dass die Epidermiszellen, welche den äusseren Sinneszellen angeschlossen sind, nicht wie die übrigen Zellen der Epidermis allmählich in die Höhe rücken und dadurch die oberflächlich abgestossenen Elemente ersetzen. Sie überlassen das den etwas entfernter von der Sinnesknospe liegenden Zellen. Auch diese Thatsache spricht dafür, dass die der Sinnesknospe angeschlossenen Zellen basale Epidermiszellen sind.

Ich war zuerst der Ansicht, dass die in oben angeführtem Sinne hoch- und tiefgelagerten Sinnesknospen sich verschieden verhielten, bin aber von dieser Anschauung zurückgekommen. Auch an den tief gelagerten Sinnesknospen und den Endhügeln findet sich diese unmittelbar den peripheren Zellen des Sinnesorganes angeschlossene Epidermiszellenlage, welche als basale Schicht aufgefasst werden muss. Diese Schicht zeichnet sich auch stets von den weiter von dem Sinnesorgan abgelegenen Epidermiszellen aus. Man kann dies sowohl an Längs- als an Querschnitten durch die Knospe erkennen. An Querschnitten sieht man, dass ein Sinnesorgan eine komplizierte epidermoidale Scheide besitzt. Zunächst um die Elemente der Knospe, diesen dicht angeschlossen, findet sich eine einfache Lage kubischer Zellen mit hellem Plasmakörper und kugligem Kern. Um diese Zellen folgen 2—3 Lagen abgeplatteter, zwiebelschalenartig um die ersten angeordnete Epidermiszellen und diese gehen dann in die kubischen Zellen der indifferenten Epidermis direkt über. Auf dem Querschnitt erscheint jede dieser abgeplatteten Zellen halbmondförmig. Auf dem Längsschnitt erkennt man, dass die hellen kubischen Zellen, welche die innerste Lage der Epidermisscheide einer Sinnesknospe bilden, kontinuierlich nach unten in die basale Zellschicht der Epidermis übergehen. Die darum befindlichen im Querschnitt halbmondförmig erscheinenden Zellen, haben im Längsschnitt spindelförmige Gestalt, woraus sich ihre Anordnung um die Knospe als eine zwiebelschalenartige ergiebt. Ganz an der freien Oberfläche finden sich um die Knospe, welche hier eine seichte napfartige Vertiefung bildet, abgeplattete leicht verhornte Epidermiszellen cirkulär angeordnet, welche mit freiem Rande gegen die Knospenmündung aufhören. Letzteres findet sich nur bei hochlagernden Knospen, die auf einer Coriumpapille aufsitzen. Bei tieflagernden Knospen und Endhügeln findet sich die Epidermisoberfläche, welche sich in ein Grübchen in die Tiefe senkt, ebenfalls aus den verhornten platten Zellen der oberflächlichen Epidermislage gebildet, welche bis zu den freien Enden der Sinnesknospenzellen heranreichen. Letztere bilden den Boden jenes Grübchens.

Während die Endhügel alle, wie gesagt, eine solche tiefe Anordnung in der Epidermis einnehmen, zeigen die Sinnesknospen eine verschiedene Anordnung. Zwischen Hoch- und Tieflagerung kommen viele vermittelnde Zustände vor, welche ich besonders in der Haut der Stirn und des Kiemendeckels, aber auch auf den Schuppen am Körper überall fand. Nur an den Bartfäden zeigten alle Sinnesknospen, welche dort stets in Gruppen zusammengestellt waren, eine ganz ausgesprochene Hochlagerung auf hohen fadenförmigen Papillen. Die Papillen einer Organgruppe vereinigen sich stets in einer Grundpapille, wie oben schon ausgeführt wurde (Taf. III, Figg. 4 und 6).

3. Topographische Verbreitung der Hautsinnesorgane auf dem Körper.

Verteilung auf dem Körper.

Die Verbreitung der Hautsinnesorgane auf dem Körper ist eine allgemeine. Nicht nur am Kopf finden sie sich in beträchtlicher Anzahl und in den verschiedenen, oben geschilderten Formen, sondern auch am Rumpf und auf den Flossen trifft man sie allenthalben. In Bezug auf die Menge sehen wir, dass sie am Kopf in grösster Zahl gefunden werden. Auch in der vorderen Rumpfhälfte finden sie sich sehr reichlich, nach dem Schwanzende nehmen sie an Zahl ab, sind aber auch auf der Schwanzflosse noch überall vorhanden. Hinsichtlich ihrer Anordnung sehen wir, dass die Hautnervenstämme in ihrem Verlauf eine massgebende Rolle spielen. Infolgedessen treten die Organe in verschiedenen Reihen auf, am Kopf wie am Rumpf. Ferner sehen wir, dass vielfach die Organe in Gruppen stehen, die unter Umständen wieder in Reihen angeordnet sind. Die Gruppenstellung ohne Reihenbildung findet sich hauptsächlich an den Tastorganen, wie an den Bartfäden, sie fehlt im übrigen am Kopf der Barbe gänzlich, tritt aber in auffallender Weise auf den Schuppen wieder hervor, wo dieselbe wohl eine andere Bedeutung haben mag als an den Bartfäden.

Die Reihenbildung ist einerseits sehr hervortretend im Kopf- und Seitenkanalsystem, wo Facialis, Trigeminus und Ram. lateralis vagi die Anordnung bedingen, anderseits sehen wir eine solche aber auch in weniger regelmässiger Weise geboten, sowohl am Kopf, als am Rumpf und an den Flossen. Welche Nerven dabei massgebend sind, ist nicht leicht festzustellen. Bekanntlich fehlen gerade den Cyprinoiden die rami laterales Trigemini. Es bleiben demnach ausser den Seitenästen des Vagus nur die Hautäste der segmentalen Spinalnerven dafür möglich. Wir wissen aber durch die Untersuchungen von Stannius u. A., dass der Ram. later. vagi u. A. auch bei der Barbe einen starken Rückenkantenast abgiebt. Nach Stannius trennt sich vom Stamme des Ram. later., ehe er durch den Schultergürtel tritt, ein dünner Nerv. Derselbe verläuft zuerst dicht neben ihm. Unter dem Schultergürtel verlässt er ihn und steigt bald auf dem Dorsalteile des

Seitenmuskels unmittelbar unter der Kutis aufwärts zum Rücken. Während dieses Verlaufs giebt er, noch ehe er die Rückenkante erreicht hat, zwei sehr feine, zum vordersten Teile des Rückens aufsteigende Fäden ab. Sobald der Stamm in die Nähe der Rückenkante gelangt ist, tritt er in den Zwischenraum, welcher die den Flossenträgern angehörigen Muskeln von der Dorsalmasse des Seitenmuskels trennt und verläuft in demselben nach hinten. Er giebt feine Fäden an die Haut der Rückenkante, ferner giebt er während des Verlaufs längs der Rückenflosse aufsteigende Äste ab, welche zwischen den beiden Hautlamellen der Flosse verlaufen. Hinter der Rückenflosse ist er nicht weiter zu verfolgen.

Verbindungen dieses Rückenkantenastes mit dorsalen Zweigen der Spinalnerven wurden nicht aufgefunden.

Nach diesen Ausführungen von Stannius erscheint es sehr wahrscheinlich, dass dieser Rückenkantenast mit seinen Zweigen die Reihenanordnung der Hautsinnesorgane an den Rückenschuppen und auf den Flossen verursacht.

Wenn ich nun zur speziellen Verteilung der Hautsinnesorgane bei der Barbe übergehe, so finden sich am Kopf folgende Verhältnisse (vergl. Taf. III, Fig. 2): Die mächtigsten Hautsinnesorgane sind in den Kopfkanälen angeordnet, die jederseits in der Dreizahl vorhanden sind. Ich unterscheide 1. eine Supraorbitalreihe (K 1), 2. eine Infraorbitalreihe (K 2) und 3. eine Mandibularreihe (K 3). Dieselben gehören dem Facialisgebiete an. Ein Kanal, welcher auf dem Operculum dem Ram. opercularis vagi angehörte, ist nicht vorhanden.

Ausser den drei Kopfkanälen finden sich aber nun in ungemein grosser Anzahl dicht gestellt Endhügel und Endknospen auf dem Kopfe verteilt. Grosse Endhügel bilden z. B. eine Reihe (N.), welche gerade unter der äusseren Nasenöffnung vom Infraorbitalkanal ausgeht und oberhalb desselben nach vorn verläuft, sich dabei auf diesem Wege allmählich weiter dorsalwärts vom genannten Kanale entfernt. Sie verläuft auf der Dorsalfläche der Schnauze bis gegen die Mittellinie hin, mit der anderseitigen hier konvergierend.

Ferner finde ich solche grössere Endhügel in unregelmässiger Anordnung und mehr vereinzelt zwischen dem Infraorbital- und Mandibularkanal angeordnet, ebenso hinter dem letzteren. Endlich zeigt sich der ganze Kopf dicht besetzt mit kleinen Endhügeln und Sinnesknospen, die gleichmässig verteilt auf der Stirn bis zur Schnauze und an den ganzen Seitenflächen des Kopfes zerstreut liegen. Am Operculum zeigen sie sich längs seines vorderen, wie seines hinteren Randes in dichten Massen, ohne regelmässige Reihen- oder Gruppenstellung angeordnet. Dazwischen stehen sie mehr vereinzelt. Diese gleichsam Fluren bildenden Organe gehören den Rami operculares vagi an. Auf den Lippenwülsten und den Bartfäden sind Endknospen in äusserst dichter Anordnung, alle in

Gruppen stehend nachweisbar, bilden aber keine Reihen, sondern sind gleichmässig verteilt. Ferner finde ich auf der Cornea regelmässig in der Nähe ihres dorsalen Randes eine unregelmässige nach oben konvexe Reihe von Hautsinnesorganen. Alle diese Organe werden vom Trigeminus innervirt.

Betrachte ich die Anordnung der Hautsinnesorgane auf dem Körper, so finde ich, dass ein Kanalsystem nur in dem jederseits einfachen Seitenkanal gegeben ist, in welchem grosse Sinnesplatten angeordnet sind. Derselbe verläuft vom Schultergürtel an bis zur Schwanzflosse hin. Er beginnt gerade hinter dem dorsalen Ende des Kiemendeckels, verläuft auf dem Schultergürtel herab bis zur Höhe der Seitenlinie, die hier etwas dorsal von der Grenze der dorsalen und ventralen Muskulatur liegt und zieht von da nach hinten, indem auf der Mitte einer jeden Schuppe dieser Linie eine Öffnung besteht, welche in den Kanal mündet. Auf den hintersten Schuppen, kurz vor der Schwanzflosse, finden sich zuweilen zwei oder drei solcher Öffnungen auf jeder Schuppe.

Abgesehen von diesen Kanalöffnungen finden sich nun auf den Schuppen noch andere Sinnesorgane in der Epidermis direkt eingelagert. Hier sind nun wieder solche in Tieflagerung, meist Endhügel und solche in Hochlagerung zu unterscheiden. Erstere sind weniger zahlreich vorhanden, letztere aber um so reichlicher entwickelt. Sie sind bei einfacher Flächenansicht mit der Loupe kaum zu erkennen. Es giebt kaum eine Schuppe bei der Barbe, die ihrer ganz entbehrt, meist sind sie in grosser Zahl vorhanden. (Vergl. Textfigur 1.).

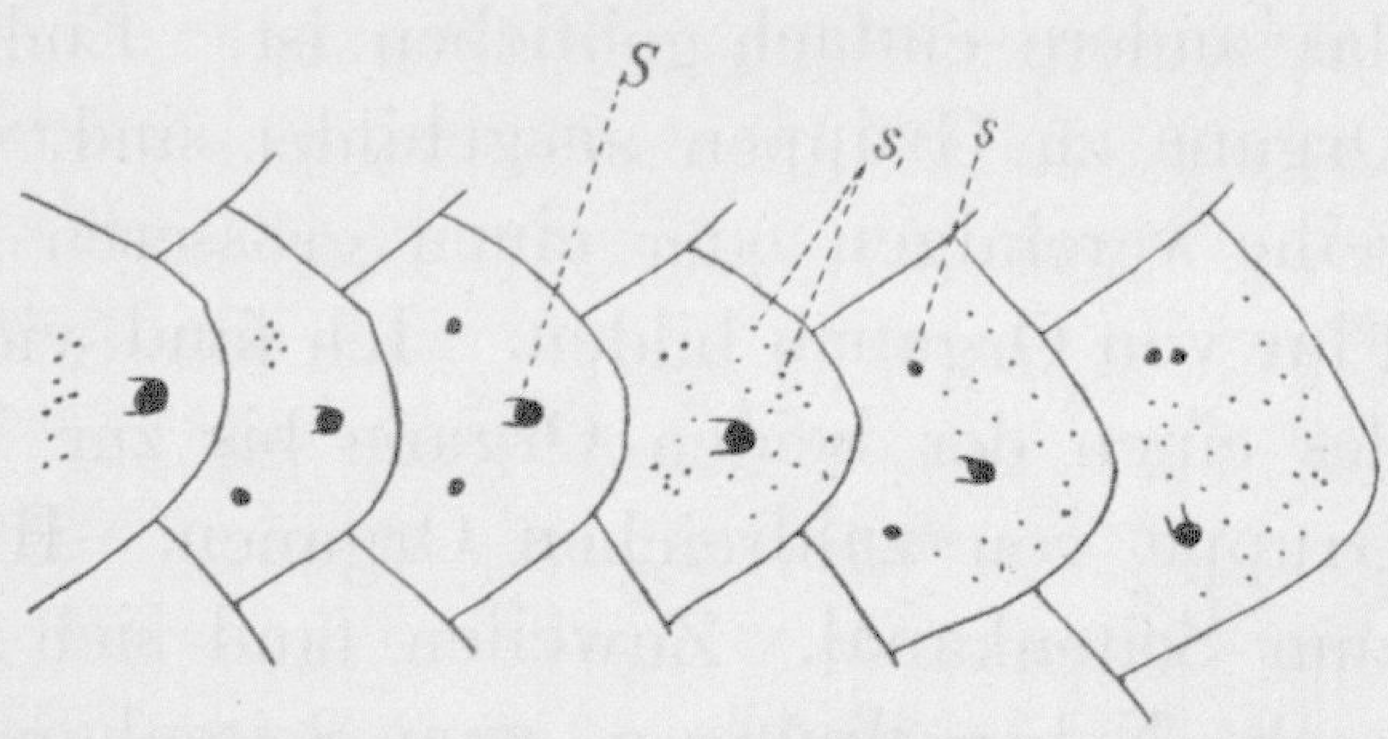


Fig. 1.
Körperschuppen der Seitenlinie der Barbe. *S*: Öffnung des Seitenkanales; *s*: Endhügel; *s,*: Sinnesknospen.

Die tief gelagerten Endhügel und Knospen erscheinen stets als Grübchen und treten bei Betrachtung der Oberfläche mit der Loupe deutlich hervor. Sie sind fast nie einzeln stehend, sondern bilden stets Gruppen und zwar stellt eine Gruppe immer eine Querreihe auf einer Schuppe dar, teils auf der Mitte deren freier Oberfläche, teils näher der Basis der Schuppe, sodass sie unmittelbar hinter dem freien Rand der vorherliegenden Schuppe sich finden. In vielen Fällen ist die Reihe nicht einfach, sondern die Organe bilden eine quere Flur auf der Schuppe. An Stellen, wo bei der Barbe die Schuppen so tief in der Haut stecken, dass sie kaum merkliche Prominenzen bilden, wie in der Nackengegend, stellen diese Grübchen stets solche Querreihen dar, doch erstreckt sich eine

solche häufig über zwei Schuppenbezirke fort, oder liegt zwischen der Basis von zwei Schuppen. Diese Gruppen von tiefliegenden Organen treten nur an Schuppen bestimmter Körperstellen auf. Sie finden sich erstens auf den Schuppen, welche die Öffnungen zum Seitenkanal tragen ganz regelmässig und hier zeigen sie eine ganz charakteristische Anordnung (s. Textfigur 1). Sie finden sich stets vor jener Öffnung, also näher der Basis der Schuppe. Entweder sind es nur zwei solcher Organe, sodass in der Mitte der freien Oberfläche die Öffnung zum Seitenkanal sich findet und davor die beiden Sinnesorgane so angeordnet sind, dass die drei Grübchen ein gleichschenkliches Dreieck bilden; die längere Basis des Dreiecks liegt zwischen den beiden vorderen Sinnesorganen, deren kürzere beiderseits gleiche Entfernung von der Seitenkanalöffnung die gleichen Schenkel darstellt. Dies ist das einfachste Verhalten, von welchem Abweichungen vorkommen, dadurch, dass an Stelle zwei einfacher Endhügel zwei Gruppen solcher vor der Seitenkanalöffnung sich finden. Es kann auch nur eines der beiden Organe zu einer Gruppe sich vermehrt haben, während das andere einfach geblieben ist. Endlich können, in dem Falle, dass die beiden Organe zu Gruppen ausgebildet sind, die beiden Gruppen sich zu einer Querreihe vereinigen oder einen grösseren einheitlichen queren Komplex, eine quere Flur von Organen bilden. Ich fand viele Stadien, von der einfachen Zweiteilung des einen der beiden Organe bis zur Vermehrung beider zu einer einheitlichen Gruppe von zahlreichen Organen. Hinter dieser liegt dann stets die Öffnung zum Seitenkanal. Zuweilen fand sich auch an Stelle der beiden einfachen Organe noch Nebenöffnungen zum Seitenkanal, sodass man von einer Schuppe aus durch zwei oder drei kurze Kanälchen in den Seitenkanal gelangte.

Die Gruppen tief gelagerter Organe fanden sich ausser auf den Schuppen, welche die Öffnungen in den Seitenkanal zeigten, auch unregelmässig auf den Schuppen in der unmittelbaren Nähe des Seitenkanales, sowohl dorsal wie ventral von dessen Schuppen. Sie waren dann stets, wie oben angeführt, entweder in der Mitte oder näher der Basis der Schuppe, auf deren freier Oberfläche angeordnet und bildeten eine einheitliche oder unterbrochene Querreihe oder eine quere Flur. Die grösste Entfernung war vier Schuppenbreite entfernt dorsal oder ventral vom Seitenkanal.

Ausser auf den Schuppen der Seitenlinie und deren Umgebung finden sich solche Querreihen von tiefgelagerten Sinnesorganen auf den Schuppen nahe der dorsalen Mittellinie vom Nacken an bis zur Rückenflosse.

Sie finden sich hier nicht auf einer kontinuierlichen Schuppenreihe, wie in der Seitenlinie, sondern mit Überspringung mehrerer Schuppen in unregelmässigen Abständen, halten nur im allgemeinen eine Linie ein, welche dem Verlauf des

Rückenkantenastes vom Ram. later. vag. entspricht. Während diese Organe sonst überall am Körper auf den Schuppen eine quere Anordnung zeigen, stellen die seitlich von der Rückenflosse, an deren Basis gelegenen Gruppen meist kurze Längsreihen dar. Hinter der Rückenflosse werden solche Organe auf den Schuppen in der Nähe der dorsalen Mittellinie nicht mehr gefunden.

Diese tief gelagerten Organe der Oberhaut treten ebenso wie die in Kanälen angeordneten in bestimmten Reihen auf und kommen nur in beschränkter Zahl vor, derart, dass die Kanäle stets von solchen in der Nähe ihrer Eingangsöffnungen befindlichen Organen begleitet werden. In der dorsalen zur Rückenflosse verlaufenden Linie fehlt ein Kanal, hier finden sich aber in der Oberhaut frei eingelagerte tief angeordnete Organe. Letztere sind also noch mehr verbreitet als die Kanalsysteme, die sie aber ebenfalls stets begleiten.

Es schliesst sich nun hieran an die Anordnung der Sinnesknospen. Dieselben sind die zahlreichsten und am verbreitetsten entwickelten Hautsinnesorgane der Barbe. Am Kopf finden sie sich bald in Tief-, bald in Hochlagerung und bilden ein den ganzen Kopf gleichmässig überziehendes Kleid. Sie stehen so dicht, wie etwa die Haare auf dem Kopf eines Säugetiers.

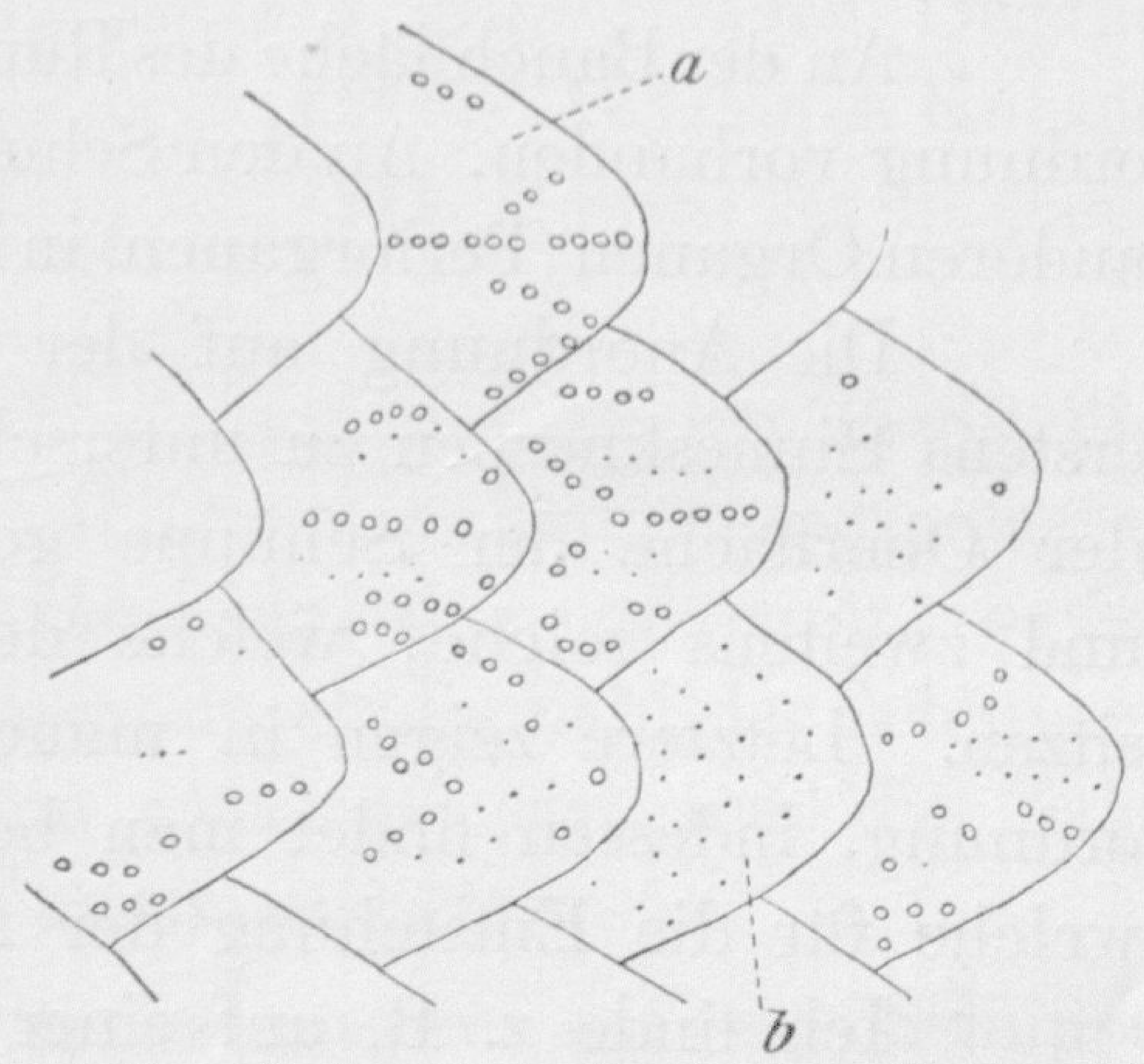


Fig. 2.
Schuppen der dorsalen Rumpfhälfte der Barbe. Die Punkte bezeichnen Endknospen, die Kreise Perlorgane. *a*: Schuppe, die ausschliesslich Perlorgane, *b*: Schuppe, die nur Endknospen trägt.

Ferner finden sie sich auf den Schuppen und zwar auf allen Schuppen des Körpers. Jede Schuppe auch diejenigen der Seitenlinie, zeigen solche Organe in beträchtlicher Anzahl auf ihrer freien Oberfläche und zwar sehen wir, dass dabei eine charakteristische Anordnung hervortritt.

Sie bilden weder kleine Grübchen noch Prominenzen der Oberhaut, weshalb sie auf Schuppen frischer oder konservierter Fische ohne weiteres mit der Loupe absolut nicht zu erkennen sind. Ich konservierte ganze Barben in $^1/_4$ prozentiger Chromsäure und brachte sie nach 24 Stunden in 50 prozentigen Alkohol. Wenn man dann nach wenigen Stunden oder Tagen einen solchen Fisch aus der Flüssigkeit nimmt und die Flüssigkeit abdunsten lässt, doch nie soweit, dass es zum Eintrocknen der Haut kommt, so treten die Sinnesknospen aller Schuppen als punktförmige Vertiefungen ganz deutlich hervor (vergl. Textfigur 2, b). Ich präparierte von vielen Schuppen die Epidermis ab und untersuchte sie in Glycerin oder Kanadabalsam, wo dann die Natur dieser Punkte

als Sinnesknospen deutlich nachweisbar war. Es galt natürlich auszuschliessen, dass diese Punkte etwa einfach Stellen entsprechen, an welchen die Epidermis durch Bindegewebsfasern fester mit der Knochenschuppe verbunden wäre. Andererseits war es möglich, dass an diesen Stellen nicht Hautsinnesknospen, sondern den Perlorganen entsprechende Bildungen seien. Die mikroskopische Untersuchung an Flächenbildern erhielt eine Ergänzung durch die Beobachtung von senkrechten Schnitten, an welchen ebenfalls die Sinnesknospen auf den Schuppen deutlich nachweisbar waren. Was die Verteilung auf den Körper betrifft, so sehen wir diese Organe am reichlichsten auf den Schuppen des Rückens und der Seitenfläche des Körpers, an sämtlichen Schuppen des Schwanzteils des Körpers hinter dem After verteilt.

An der Bauchfläche des Rumpfes sind sie nicht in der gleichmässig dichten Anordnung vorhanden. An den Schuppen nahe der dorsalen Rückenlinien treten sie mit anderen Organen (Perlorganen) in Konkurrenz, wovon später Näheres zu berichten ist.

Die Anordnung auf der einzelnen Schuppe zeigt sich derart, dass man erstens Sinnesknospen zu unterscheiden hat, welche in einem Halbkreis angeordnet der Oberfläche der Schuppe gerade an deren hinterem freien Rande aufsitzen und zweitens solche, welche der Mitte der freien Oberfläche der Schuppe aufsitzen. Letztere zeigen in manchen Fällen eine scheinbar unregelmässige Anordnung, indessen findet man bei Vergleichung vieler Schuppen doch Zustände, welche für die Entstehung der Anordnung eine Erklärung bieten.

Ich finde z. B. auf einer Schuppe, welche zwei Reihen über der Seitenlinie etwa der Körpermitte entnommen ist, folgendes Verhalten: Längs des hinteren freien Randes der Schuppen sitzen zehn Sinnesknospen in ziemlich gleichen Abständen. Vor diesen halbkreisförmig angeordneten Sinnesknospen liegt ein eben solcher kleinerer Halbkreis aus nur sieben Organen bestehend, vor diesem ein dritter aus drei und vor letzterem liegen noch zwei solcher Organe nahe bei einander (ähnlich wie Textfig. 2, b). Auf den Schuppen, wo alle Organe gut ausgebildet sind, lassen sich diese konzentrisch angeordneten Halbkreise stets deutlich nachweisen. An einer anderen Schuppe, die dicht neben der zuerst geschilderten liegt, tritt ausser dieser konzentrischen Reihenanordnung noch eine radiäre deutlich hervor. Dieselbe lässt vor allem drei gegen den hinteren Schuppenrand leicht divergente Längsreihen erkennen, von welchen die mittelste, welche in der Mitte der freien Schuppenoberfläche gerade angeordnet ist, am deutlichsten hervortritt. Sie kann aus 4—5 Sinnesorganen bestehen. Die zu ihren beiden Seiten liegenden Nachbarreihen bestehen aus 3—4 Knospen und entfernen sich gegen den freien Schuppenrand etwas von der Mittelreihe.

Auf andern benachbarten Schuppen finden wir, dass die Reihen nicht so

vollkommen erkennbar sind, die Sinnesknospen sind unregelmässig auf der Schuppe zerstreut. Doch kann man aus den vorhandenen stets entweder konzentrische oder radiäre Reihen konstruieren, wenn man die Knospenpunkte verbindet. Hierzu kommt noch, dass häufig auch am freien hinteren Rande der Schuppe diese Organe keine kontinuierliche Reihe bilden, sondern mehr vereinzelt nachweisbar sind. Wie ist solche Anordnung aufzufassen? Ich kann diesem Befunde nur die Deutung geben, dass die vorderen halbkreisförmigen Reihen uns die hinteren Ränder der Schuppe aus früheren Jahren anzeigen. Die nahe an der Basis der Schuppe gelegenen 1—3 Organe sind die ältesten, mit dem Auswachsen der Schuppe bilden sich aus diesen neue Organe, die sich wieder vermehren u. s. f. So wird auch die so häufige Unregelmässigkeit in der einzelnen Reihe verständlich: Viele solche Sinnesknospen veröden. Die in einer Längsreihe angeordneten Organe fasse ich auf als die Teilungsprodukte einer Knospe und zwar derjenigen Knospe der Reihe, welche am meisten basal angeordnet ist. Die letztere ist in jeder Reihe die älteste.

Es vermehren sich bekanntlich mit dem Wachstum des ganzen Tieres die Schuppen an Zahl nicht, sondern die zuerst gebildeten Schuppen vergrössern sich. Da jeder Schuppe zuerst eine oder zwei Sinnesknospen zukommt, so ist die Zahl dieser kleinen Gruppen von Sinnesknospen durch die Zahl der Schuppen dauernd fixiert und mit dem weiteren Wachstum vermehrt sich nur die Zahl der Sinnesknospen, welche die einzelne Gruppe zusammensetzen.

Die geschilderte Anordnungsweise der Sinnesknospen auf der Schuppe findet sich am deutlichsten auf den Schuppen in der ganzen Seitenfläche des Rumpfes und am ganzen Schwanz bis zur Schwanzflosse.

An der Bauchfläche des Rumpfes bilden die Schuppen keine Prominenzen und hier sind die Sinnesknospen mehr gleichmässig zerstreut und nicht so dicht angeordnet wie auf den wohlausgebildeten Schuppen.

Hautsinnesorgane und Perlorgane.

Wenn ich nun zu den weiter dorsalwärts angeordneten Schuppen übergehe, so finde ich da noch weiter komplizierte Zustände. Hier finden sich auf den Schuppen zweierlei Organe: 1. Sinnesknospen, 2. Perlorgane. Dies beginnt schon am Rücken und zwar unmittelbar hinter dem Kopf und erstreckt sich bis zur Schwanzflosse. Seitwärts herab erstreckt es sich bis etwa zur vierten Schuppenreihe über der Seitenlinie. Unter dieser Linie findet man gar keine Perlorgane mehr, weder am Rumpf noch am Schwanze.

In Betreff der Anordnung der Organe auf der einzelnen Schuppe ist zu berichten, dass die Anordnung der Perlorgane mit derjenigen der Sinnesknospen, wie ich sie oben schilderte, übereinstimmt. An den unmittelbar hinter dem

Kopf gelegenen Schuppen, gerade neben der dorsalen Mittellinie finde ich fast nur Perlorgane auf den hier sehr wenig prominenten Schuppen (Textfig. 2, a, S. 89).

Am bedeutsamsten erschienen mir die Schuppen, welche an der Grenze lagen, in welcher die Perlorgane ventralwärts verschwinden. Da finde ich nämlich oft ebenso viele Perlorgane wie Sinnesknospen auf einer Schuppe. Oft finden sich auch viel mehr Perlorgane als Sinnesknospen, bald zeigt sich das umgekehrte Verhältnis. Es ist in der Anordnung der Organe auf solchen Schuppen sehr bemerkenswert und in die Augen fallend, dass die Perlorgane und Sinnesknospen sich an korrespondierenden Stellen ersetzen. Ich bilde einige in dieser Beziehung sehr charakteristische Schuppen ab. Eine Schuppe der Textfigur 2 zeigt z. B. die drei oben bei den Sinnesorganen beschriebenen divergenten Längsreihen. Hier besteht die Mittelreihe und die darüber liegende Reihe aus Perlorganen, die unter der Mittelreihe liegende besteht aus Sinnesknospen. Auch am freien Rande der Schuppe sind teils Perlorgane, teils Sinnesorgane in der hinteren Bogenreihe unregelmässig abwechselnd angeordnet. An einer anderen Schuppe finden sich Längsreihen, deren jede teils aus Sinnesknospen, teils aus Perlorganen besteht. Ich finde ferner Schuppen, auf welchen die Sinnesorgane vorherrschen, zwischen diesen aber und zwar genau in ihre Reihen passend sind an verschiedenen Stellen der Schuppenoberfläche zwei Perlorgane eingelagert.

Ebenso finde ich Schuppen, auf welchen die Perlorgane Bogenreihen oder deutliche Längsreihen bilden, dabei finden sich aber vier Sinnesknospen an verschiedenen Punkten in die Reihen der Perlorgane eingelagert. In dieser Beziehung bestehen die verschiedenartigsten Modifikationen, welche alle lehren, dass da, wo auf einer Schuppe ein Perlorgan sitzt, auf einer benachbarten Schuppe eine Sinnesknospe sich findet.

Nahe der dorsalen Mittellinie finden sich fast nur Perlorgane auf den Schuppen, wie unter der vierten Reihe über der Seitenlinie nur Sinnesorgane auf den Schuppen liegen. Findet somit sicherlich topographisch ein Ersatz der Sinnesorgane durch Perlorgane statt, so drängt sich naturgemäss die Frage auf, ob nicht auch ein genetischer und morphologischer Zusammenhang zwischen beiden Organen besteht.

Diese Frage ist erst zu entscheiden, wenn wir den Bau der Perlorgane kennen und die Rückbildungen der Sinnesorgane einer genaueren Prüfung unterzogen haben.

Bau der Perlorgane.

Bau der Perlorgane: Diese lange bekannten, nur von Leydig genauer untersuchten Hautorgane, welche in einigen Gruppen der Knochenfische auftreten, finden sich bei der Barbe in der oben angeführten Verbreitung auf den Körper-

schuppen. Sie sind während des ganzen Jahres vorhanden und zeigen nur zu verschiedenen Jahreszeiten eine ungleiche Ausbildung.

Wenn ich eine im Oktober abgetötete Barbe zuerst vornehme, so stellen sich die Perlorgane auf den Schuppen als kleine weissliche Höckerchen dar, die eine kreisrunde Basis und konvexe Oberfläche besitzen. Sie sind somit halbkugelig oder bilden kleine Kegel mit abgerundeter Spitze. Wenn solche Gebilde in Längsreihen angeordnet sind, so stehen sie meist so dicht nebeneinander, dass eine Reihe den Eindruck einer Längsleiste auf der Schuppe macht. Doch erscheint dabei oberflächlich jedes einzelne Perlorgan deutlich gesondert. Fertigt man senkrechte Schnitte durch die Oberhaut, so ergiebt sich ein jedes Perlorgan als ein speziell differenzierter kugeliger Bezirk der Oberhaut. In diesem Gebilde besteht die Oberhaut nicht aus den verschiedenartigen Elementen, wie ich sie oben auf der Oberfläche der Schuppe geschildert habe. Es fehlen Kolbenzellen und Schleimzellen vollkommen und ebenso sind lymphatische Zellen gar nicht, oder nur ganz vereinzelt nachweisbar. Niemals bilden sie jenen basalen Plexus, wie er sonst in der Epidermis besteht. Derselbe reicht bis an das Perlorgan heran, ebenso wie die andern Elemente der Oberhaut, hört aber am Rande desselben auf. Auch sind es nicht indifferente Epidermiszellen, welche das Perlorgan zusammensetzen, sondern diese Elemente sind insofern differenziert, als sie sehr grosse Zellkörper besitzen, deren Plasma eine trübkörnige Beschaffenheit zeigt. Schon die basale Zellenschicht der Epidermis, welche sonst eine regelmässige Cylinderzellenlage darstellt, wird verändert, indem sie am Rande des Perlorgans in kleine kugelige Zellen übergeht. Die Basis des Perlorgans bildet eine leichte, ins Korium vorspringende Prominenz, die häufig einfach abgerundet erscheint, zuweilen in ihrer Mitte eine leichte Andeutung einer flachen Papillenbildung erkennen lässt.

Zwischen den kleinen rundlichen Elementen der basalen Schicht, deren Zellenkörper trübkörnig erscheint, treten zuweilen glashelle Elemente mit kleinem ovalem Kern auf, deren Zellkörper auf Schnitten kurze Fortsätze erkennen lassen. Solche Zellen sind nicht etwa lymphatische Elemente, sondern erscheinen als speziell differenzirte Epidermiszellen. Auf die basale Schicht folgen eine Anzahl, etwa sechs, Lagen von ebensolchen kleinen rundlichen Zellen mit kugeligen Kernen und kleinen trübkörnigen Plasmakörpern. Die Plasmakörper sind so klein, dass die Kerne der Zellen sehr dicht zusammen gedrängt liegen. Auf diese Zellenlagen folgte gegen die Oberfläche zu ein auf dem Schnitt kreisrunder, körperlich also kugeliger Bezirk von sehr grossen polyedrischen Zellen. Der trübkörnige Plasmakörper dieser Elemente ist sehr gross und die ebenfalls sehr grossen Kerne sind kugelig. Von Bedeutung ist, dass

die Intercellularlücken zwischen diesen Elementen sehr weit sind und dass in ihnen die queren Verbindungsbrücken der benachbarten Zellen sehr deutlich hervortreten. Dieser Zellenkomplex umfasst etwa 6—7 Zellenlagen und dehnt sich ebensoviel in die Breite aus. Gegen den Rand des Organes zu gehen diese Elemente zunächst in kleine rundliche Zellen über, an welche sich leicht abgeplattete Zellen in mehrfachen Lagen nebeneinander anschliessen. Letztere setzen sich allmählich in die Elemente der gewöhnlichen Epidermis fort. Nach der Oberfläche der Epidermis zu sieht man, wie die grossen Zellen sich abplatten und in 3—4 Lagen ganz platter und zum Teil verhornter Zellen übergehen, welche die Oberfläche der halbkugeligen Prominenz, die das Perlorgan zeigt, bildete. Die oberflächliche Zellenlage unterscheidet sich hier in nichts von der obersten Zellenlage der Epidermis, in welche sie sich am Rande des Organs auch kontinuierlich fortsetzt.

Aus dieser Schilderung des Baues ergiebt sich, dass ein Perlorgan nicht ganz scharf gegen die umgebende Epidermis abgegrenzt ist, sondern dass deren Elemente allmählich in jenes übergehen. Den Kern des Organs bildet ein kugeliger Ballen grosser polyedrischer Zellen, die durch weite Intercellularräume von einander getrennt werden. Auf die peripher angrenzenden Zellen üben diese Elemente einen Druck aus, der in der Abplattung jener Zellen zum Ausdruck kommt. Der centrale kugelige Zellenkomplex verursacht eine Verdickung der ganzen Epidermis, so dass ein solches Organ sowohl nach der freien Oberfläche zu, als auch in die Tiefe gegen das Korium eine Prominenz bildet. Wenn diese Organe auf der Schuppe in Längsreihen dicht aneinandergelagert sind, so zeigt sich, dass die centralen grossen Zellenballen mit einander verbunden sind, sie erscheinen rosenkranzartig aneinandergereiht, so dass man doch jedes einzelne Glied der Reihe erkennen kann. Nerven habe ich bis jetzt nicht in diesen Organen finden können, obgleich an anderen Stellen solcher Schnitte intraepidermoidale Nerven deutlich nachweisbar waren.

Das Perlorgan in dem geschilderten Zustande stellt nun das Keimlager für einen Hornkegel dar, welcher sich im Frühjahr auf seiner Oberfläche ausbildet. Fig. 2 der Taf. IV zeigt ein wohlausgebildetes Perlorgan von Idus melanotus und mit diesen stimmen die gleichen Gebilde der Barbe völlig überein. Im März entwickelt sich auf solchem Keimlager durch starke Vermehrung der Zellen und intensive Verhornung der oberflächliche Hornkegel aus. Aus dieser Schilderung ergiebt sich, dass die Perlorgane in dem fertigen Zustande durchaus selbständige Bildungen sind und keine genetische Beziehungen zu Hautsinnesorganen erkennen lassen. Indessen ist diese Frage nach dem einfachen Befunde nicht zu beantworten. Vielmehr ist weiter zu untersuchen, wie sich die

Hautsinnesorgane im Frühjahre verhalten. Kann man nachweisen, dass solche Gebilde zu Grunde gehen, und in welcher Weise spielt sich dieser Vorgang ab? Auf Taf. IV gebe ich in Fig. 3, 4 und 5 Darstellungen, welche diesen Vorgang veranschaulichen sollen. Sie sind senkrechten Schnitten durch die Stirnhaut einer Barbe entnommen und entsprechen drei Punkten, welche in einer Querreihe liegen. Diese Reihe stellte bei Loupenbetrachtung eine Gruppe von fünf Organen dar, welche wie Sinnesknospen sich ausnehmen. Auf dem Schnitte zeigte sich aber, dass nur drei Sinnesknospen ausgebildet wären, während die beiden andern dazwischen gelegenen Punkte auf dem Schnitte so erschienen, wie es auf Taf. IV Fig. 4 und 5 dargestellt ist. Wenn diese Punkte nicht innerhalb einer linearen Gruppe von Sinnesknospen gelegen hätten, so würde ich sie für zufällige Verletzungen der Oberhaut gehalten haben. Durch diese Anordnung erhalten sie aber eine andere Bedeutung. Ich betrachte sie als Punkte, an welchen Sinnesknospen ausgestossen wurden. Fig. 3 stellt ein Hautsinnesorgan dieser Gruppe in ganz erhaltenem Zustande dar. Es ist eine hochgelagerte Sinnesknospe, in und um deren fadenartige Papille eine reichliche Infiltration von lymphatischen Zellen stattgefunden hat. Fig. 5 zeigt, dass eine Sinnesknospe in der Epidermis nicht mehr vorhanden ist. An Stelle derselben ist ein deutlicher Defekt in der Oberhaut zu erkennen, der mit einer homogenen Substanz erfüllt ist. In der letzteren sind abgestossene Epidermiszellen sowie lymphatische Elemente verteilt. Unter der freien Oberfläche ragt ein feiner Conus einer streifigen gelblich gefärbten Substanz hervor. Die Epidermiszellen, welche an den Defekt grenzen, zeigen sich hellglänzend, ebenso wie die Zellen des oberflächlichen Stratum corneum. Die Papille ist als ein feiner streifiger Faden noch erkennbar. Zellen sind in ihr nicht nachweisbar. Fig. 4 zeigt noch einen schärfer abgegrenzten Defekt an Stelle der Sinnesknospe, der sich ziemlich tief in die Epidermis hineinerstreckt. In seiner Tiefe ist er scharf ausgezogen und hier liegen die Oberhautzellen lose gefügt. Dazwischen erkennt man den Rest einer Fadenpapille bis zur Epithelbasis als im Schnitt unterbrochenen Streifen. Diese Unterbrechung rührt von dem gewundenen Verlauf, den dies Gebilde durch die Oberhaut jetzt nimmt, sodass es nicht ganz in den Schnitt fällt. Auch hier sind die dem Defekt zunächst gelegenen Zellen glänzend wie die verhornten Zellen der oberflächlichsten Epidermislagen. Die Infiltration mit lymphatischen Zellen ist an beiden Gebilden verschwunden. Die gleichmässige, leicht streifige Masse, welche auch hier den Defekt der Epidermis ausfüllt, ragt als kleiner Kegel über die freie Oberfläche vor. Sie besteht offenbar aus einem flüssigen geronnenen, vielleicht auch schleimigen Exsudat, welches nach Ausstossung der Sinnesknospe nachgesickert ist und wohl hauptsächlich aus den intercellulären Saft-

Rückbildung der Hautsinnesorgane.

räumen stammt. Von Bedeutung sind hier mehrere Thatsachen: 1. dass thatsächlich eine Eliminierung von Hautsinnesorganen sattfindet, deren Zellen ebenso abgestossen werden, wie etwa die grossen Drüsenzellen; 2. ferner die Atrophie der Papille und 3. endlich der Verhornungsprozess, welcher an den die Endknospen umgebenden Zellen auftritt. Ich bemerke noch hierzu, dass zwischen den Hautsinnesknospen benachbarter linearer Gruppen typische Perlorgane nachweisbar waren, ähnlich, wie auf den Schuppen, wo wir an korrespondierenden Stellen bald eine Hautsinnesknospe, bald ein Perlorgan nachweisen konnten. Aus den angeführten Zuständen innerhalb einer linearen Gruppe von Sinnesknospen schliesse ich, dass thatsächlich ein genetischer Zusammenhang zwischen Sinnesknospen und Perlorganen besteht. Derselbe stellt sich folgendermassen dar: Im Frühjahre gehen Endknospen in der Epidermis zu Grunde und zwar in der Weise, dass die sie zusammensetzenden Zellen ausgestossen werden. Dabei kommt es unter Verödung der darunter befindlichen Coriumpapille auch zur Rückbildung des Sinnesnerven. Nun tritt aber bei den in der unmittelbaren Umgebung des Sinnesorgans befindlichen Epidermiszellen ein Vermehrungsprozess auf und diese Bezirke bilden die Grundlage zur Bildung eines Perlorgans.

Nun ist aber ferner zu beachten, dass die Perlorgane lange Jahre bestehen bleiben und periodisch durch excessiven Verhornungsprozess die konischen Hornzähne in der Epidermis bilden. Daraus erfolgt, dass sie selbständige Bedeutung erhalten haben und es fragt sich, ob nicht auch solche Gebilde selbständig entstehen können, ohne dass ihrer Ausbildung ein Hautsinnesorgan vorausgegangen wäre. Um dies zu entscheiden wäre zu eruieren, wann und in welcher Form die Perlorgane ontogenetisch zuerst auftreten. Junge Barben unter 20 cm Länge standen mir nicht zur Verfügung und bei solchen sah ich schon die Verhältnisse des erwachsenen Tieres.

Idus melanotus.

Idus melanotus. Diese Form untersuchte ich genauer, wegen der charakteristischen Anordnung der Hautsinnesorgane an Kopf und Rumpf. Sie bietet, gerade wegen der diesbezüglichen Verschiedenheit ein sehr gutes Vergleichungsobjekt neben der Barbe.

Idus besitzt sehr mächtige Koriumschuppen, die stark über die Oberfläche prominieren, und in Anpassung an diese Organe zeigt dann auch die Oberhaut ganz ähnliche Verschiedenheiten in ihrer Differenzierung, wie wir es bei der Barbe kennen lernten. Auch hier finden sich in der Oberhaut neben den kleinen typischen Epidermiszellen Schleimzellen von verschiedener Form und Kolbenzellen. Die letzteren sind nur an der unbedeckten oberen Schuppen-

fläche ausgebildet und fehlen in der Nähe des freien hinteren Schuppenrandes. Sie sind zerstreut angeordnet, wie ich es auf Taf. II Fig. 4 von der Barbe darstellte. In ihrem Bau sind sie etwas von den gleichen Zellen der Barbe verschieden, insofern sie erstens sehr ungleiche Form besitzen: Bald sind sie langgestreckt, bald kugelig und dazwischen kommen alle Zwischenformen vor. Ferner ist der kugelige ziemlich grosse Kern central angeordnet und stets von einem gleichmässigen, ziemlich dicken Hofe feinkörnigen Plasmas umgeben. Von diesem Hofe aus setzen sich äusserst zahlreiche feine Fortsätze desselben bis zur Oberfläche der Zelle fort und durchsetzen den dicken Mantel homogener Schleimsubstanz, welcher die Hauptmasse dieser Zellen darstellt. An der Oberfläche der Zellen sind feine spitze Fortsätze zu erkennen und in viele derselben sieht man die feinen Plasmastrahlen übergehen. Auch gelang es mir leicht die Entwickelung dieser grossen Zellen sowohl in situ, wie an macerierten Elementen festzustellen. Auf Taf. IV Fig. 1a stelle ich solche isolierte Zellen in 3 Stadien dar. Man erkennt hieraus, dass das Wachstum der Zellen ausschliesslich durch Vermehrung des im peripheren Teil ihres Plasmakörpers auftretenden Schleimes erfolgt. Auf Schnitten erkennt man, dass diese Zellen sich auch hier aus den basalen Epidermiselementen bilden. Sie lösen sich aber später von der basalen Fläche der Oberhaut ab, rücken in die Höhe und werden an der freien Oberfläche abgestossen. Auf Taf. IV Fig. 2 ist in der Nähe des rechten Randes der Abbildung eine solche Zelle von kugeliger Form zwischen den oberflächlichsten Epidermiszellen eingelagert abgebildet.

Ausser diesen Kolbenzellen sind Schleimzellen von verschiedener Form und Grösse (Taf. IV Fig. 16) in der Epidermis zerstreut: Spärlich in der Oberhaut der freien oberen Schuppenfläche, reichlicher an der unteren Fläche der Schuppen, am reichlichsten sind sie an der von der davor gelegenen Schuppe bedeckten oberen Schuppenfläche ausgebildet. Besonders an der freien oberen Schuppenfläche ist ein Stratum corneum der Epidermis wohl entwickelt.

Hautsinnesorgane. Betrachten wir die Hautsinnesorgane von Idus melanotus, so sind die gleichen Formen wie bei der Barbe zu unterscheiden: Endknospen und Endhügel frei in der Epidermis eingelagert und Sinnesplatten in den Kopf- und Seitenkanälen. Hautsinnesorgane.

Anordnung. Auf Taf. III Fig. 3 habe ich ihre Anordnung am Kopfe angezeichnet. Hier erkennt man wieder den supraorbitalen (K_1), infraorbitalen (K_2) und mandibularen (K_3) Kanal an den Reihen ihrer Öffnungen. Ausser in diesen Kanälen sind nun am Kopf vielfach Endknospen und Endhügel ausgebildet. Dieselben sind aber nicht gleichmässig verteilt, etwa wie bei der Barbe, sondern sie lassen durchweg eine deutliche Gruppenanordnung erkennen und Anordnung derselben.

diese Gruppen bilden mehr oder weniger regelmässige Fluren. Besonders ausgebildet sind solche Fluren vor der äusseren Nasenöffnung, ferner mehrere solche infraorbital bogenförmig verlaufend und ferner mehrere Mandibular- und Opercularfluren. Die Gruppen, welche die Fluren zusammensetzen, sind nicht gleich. Am zahlreichsten bestehen auch hier lineare Gruppen von 3—7 Organen; aber auch in kleinem kreisförmigen Bezirk unregelmässig angeordnete Organe bilden solche Gruppen z. B. an der hinteren Opercularflur tritt dies deutlich hervor. Auf den Schuppen am Körper sind die Hautsinnesorgane viel weniger zahlreich wie bei der Barbe. Schon am Kopfe waren ja infolge der Gruppenfluren, die ziemlich scharf und weit von einander getrennt sind, die Hautsinnesorgane in viel geringerer Zahl als bei der Barbe vorhanden. Es finden sich am Rumpfe viele Schuppen, welche der Sinnesknospen ganz entbehren. Ein Seitenkanal besteht wie bei der Barbe. Auch findet man bei den Schuppen, welche eine zum Seitenkanal führende Öffnung besitzen, vor derselben einzelne oder häufiger Gruppen von Endhügeln wie dort (vergl. Textfig. 2, S. 89). Endknospen aber sind seltener. So finde ich z. B. an den Schuppen dorsal vom Seitenkanal Zustände, wie ich sie auf Textfig. 3 von 3 Schuppen darstelle. Die mit S. bezeichneten Punktreihen sind lineare Gruppen von Endknospen, welche hier stets als einfache Reihe angeordnet sind. Eine solche verläuft quer über die Schuppe und ist auf der freien oberen Fläche derselben meist nahe der Basis der Schuppe, d. h. unmittelbar vor dem freien Hinterende der davor gelegenen Schuppe angeordnet. Die am Kopfe stets nachweisbare Gruppenstellung der Organe wird also auch am Rumpfe beibehalten und hier kommt sie mit Schuppen zusammen, es liegt dann stets eine einzige lineare Gruppe auf einer Körperschuppe. Aber wie gesagt, es giebt viele Schuppen, welche der Sinnesorgane ganz entbehren.

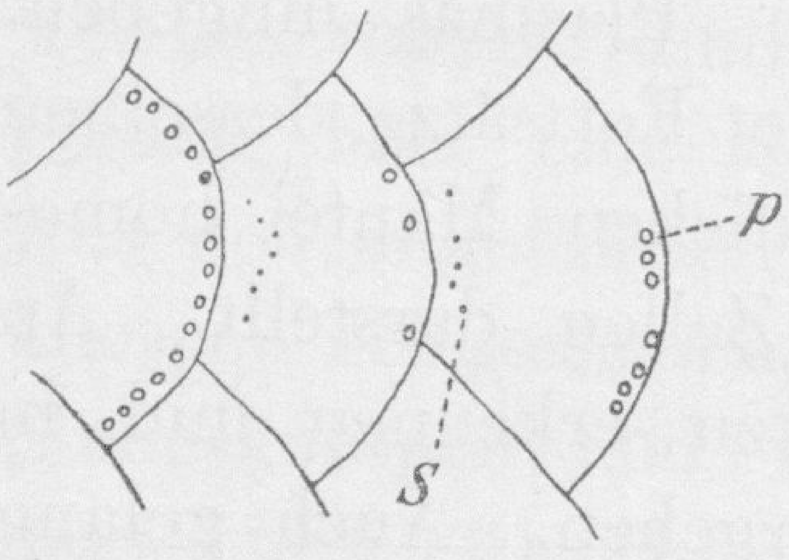


Fig. 3.
Körperschuppen von Idus melanotus. *p*: Perlorgane. *S*: Hautsinnesorgane.

Von grossem Interesse ist es nun, dass ebenso, wie die Hautsinnesorgane weniger ausgebreitet und weniger zahlreich hier vorhanden sind, dass ebenso die Perlorgane in bedeutend beschränkterem Masse bestehen. Ich komme darauf noch bei der Besprechung dieser Organe zurück.

Bau der Hautsinnesorgane. In betreff des Baues der Organe finde ich im wesentlichen die gleichen Verhältnisse wie bei der Barbe. Da ich gerade diese Form genauer untersuchte, habe ich mich auch bemüht, bevor ich auf die komplizierten Organe einging, einzelne Sinneszellen in der Epidermis verteilt aufzufinden. Dieser Gedanke lag nahe, weil ich erwartete bei der ge-

ringen Zahl von Endknospen und Endhügeln sei etwa durch isoliert gelegene einzelne Sinneszellen hierfür ein Ersatz geschaffen. Indessen konnte ich nichts von solchen sogenannten Stiftchenzellen (Kölliker) finden.

Die sicherste Methode erschien mir die Vergoldung und die Golgische Silbermethode. Beide Methoden ergaben mir positive Resultate in Bezug auf die Innervation der Hautsinnesorgane. Es werden aber nicht bloss die Nervenfasern durch die Behandlung geschwärzt, sondern in der Epidermis schwärzen sich auch verschiedene Zellformen. Zunächst führte ich oben schon an, dass der basale Plexus der lymphatischen Elemente intensiv schwarz wird. Ferner aber werden frei an die Oberfläche der Epidermis reichende Elemente dunkel, bis ganz schwarz, die man als Sinneszellen ansprechen könnte. Es sind dies die Stiftchenzellen Köllikers, die von Leydig bereits für Schleimzellen erklärt wurden. Ich muss mich in Bezug auf ihre Deutung der Leydigschen Ansicht anschliessen aus folgenden Gründen: Diese Zellen zeigen gar keine erkennbare Beziehung zu Nervenfasern. Ihre Form ist eine unregelmässige, sie zeigen meist ein tiefes leicht verdicktes Ende und daran schliesst sich ein geschrumpfter unregelmässig gekrümmter und mit leichten Ausbuchtungen versehener fadenförmiger Zellkörper, das ganze Gebilde ist intensiv schwarz. Dieses Verhalten stimmt nicht mit dem Befund von Sinneszellen in den axialen Teilen der Sinnesorgane überein. Dort blieben die Sinneszellen vielmehr in der Regel ganz hell. Zur Vergleichung hatte ich von einem Hautstück, das der Stirngegend von Idus entnommen war, einen Teil mit Gold, einen andern mit Chlorsilber nach Golgi behandelt, während ein dritter Teil des gleichen Stückes in Chromosmiumessigsäure konserviert wurde. Schnittbilder vom letzteren Teil zeigten mir deutlich, dass die schwarzen Zellen der Gold- und Silberpräparate den kleinen Schleimzellen, welche die freie Oberfläche erreicht haben, entsprechen. Diese Schleimzellen nehmen eine intensiv schwarze Farbe an nach Gold- und Silberbehandlung. Es ist noch hervorzuheben, dass diese Zellen der oberflächlichsten Schicht der Epidermis angehören und dass unter ihnen die tiefen Schichten der Oberhaut nachweisbar sind. Sinneszellen erstrecken sich stets durch die ganze Dicke der Epidermis. Da wo man sie findet, ist die Epidermis überhaupt nur einschichtig. Meist sitzen sie mit ihrer Basis auf der Epidermisbasis auf und ihr freies Ende erreicht die freie Oberfläche. Wo dies durch Verkürzung der Zelle anders wird, wie bei den Birnzellen der Endhügel, sehen wir durch einen Nervenfaden von der Basis der Epidermis zum unteren Ende der Zelle aufsteigen, so dass auch hier dies Element die ganze Dicke der Oberhaut einnimmt. Solche Verhältnisse sind bei den obengenannten scheinbar einzelnstehenden Sinneszellen nicht vorhanden und aus diesem und den oben angeführten Grün-

den betrachte ich diese Elemente nicht als Sinneszellen, sondern als Schleimzellen. Die Thatsache, dass Schleimzellen eine Schwärzung erfahren durch Gold- und Silberbehandlung, erscheint mir von sehr grosser Bedeutung. Bei der Besprechung komplizierter gebauter Hautsinnesorgane will ich dies begründen. Die Existenz isolirter Sinneszellen in der Oberhaut von Idus ist durch keinen Befund erwiesen und ich bestreite sie darum. Die in der Epidermis verbreiteten Hautsinnesorgane sind wie bei der Barbe in drei Formen zu unterscheiden: 1. Endknospen, 2. Endhügel und 3. Sinnesplatten. Der Grundplan in ihrem Bau ist stets ein gleicher: es handelt sich stets um eine kleine oder grössere scharf umschriebene Stelle der Epidermis, an welcher dieselbe einschichtig bleibt. Diese einfache Lage von Zellen ist homolog der basalen Zellschicht der angrenzenden mehrschichtigen Epidermis und stellt einen differenzierten Teil derselben dar.

Diese Gebilde liegen teils oberflächlich in der freien Epidermis (Endhügel und Endknospen), teils sind sie in Kanälen also tief angeordnet (Endplatten), und stehen dann nur durch feine Öffnungen der Kanäle indirekt mit der Aussenwelt in Beziehung. Betrachten wir zunächst die in der freien Oberhaut angeordneten Gebilde, so finden wir dieselben im einfachsten Falle (Endknospen) aus durchaus gleichartigen Zellen zusammengesetzt. Ein solches Organ besteht aus langgestreckten fadenförmigen Zellen, deren Kerne, stäbchenförmig, alle basal angeordnet sind. Dadurch ist die Basis jeder Zelle verdickt und die darunter befindlichen Zellkörper verjüngen sich bis zur freien Oberfläche ein wenig, so dass das ganze Organ die Form eines abgestutzten Kegels hat, dessen basale Fläche aber nicht viel grösser ist als die freie Oberfläche. Den Bau der einzelnen Zelle betreffend, sehen wir den Kern von der angeführten Gestalt und Lage. Er zeigt teils feine Chromatinkörner in seinem Inneren, teils bildet das Chromatin ein feines Netzwerk und in letzterem Falle treten ein oder mehrere Nukleolen deutlich hervor. Der Zellkörper ist hell, matt glänzend und zeigt meist eine sehr feinkörnige Struktur. An der freien Oberfläche lassen die Zellen zuweilen feine Borsten erkennen, doch sind dieselben durchaus nicht immer nachweisbar. Darin kann ich kein Kunstprodukt erkennen, weil sehr häufig auf einem Schnitt, der mehrere solche Organe zeigt, an dicht neben einander gelagerten Gebilden in dieser Beziehung verschiedene Zustände bestehen, auch wenn die Objekte mit der grössten Zartheit und Vorsicht behandelt wurden. Bald fehlen die Borsten, bald sind sie vorhanden. Es liegt keine Berechtigung vor, da, wo solche Borsten fehlen, anzunehmen, sie seien durch Zerstörung beseitigt. Ich halte sie nach den Hunderten von Objekten, die ich untersuchte, nicht für unerlässliche Teile solcher Zellen. Diese einfache Sinnesknospe zeigt sich

in verschiedener Weise der Epidermis eingelagert. Beim erwachsenen Tiere, welches eine aus zahlreichen Zellenlagen bestehende Epidermis besitzt, ist die Knospe teils derart basal angeordnet, dass sie auf der ganz platt darunter wegziehenden Basis der Epidermis aufsitzt. In diesem Falle ist die Oberfläche der Epidermis an der Stelle der Knospe grübchenartig eingesenkt (Tieflagerung der Knospe). Viel häufiger dagegen zeigt sich ein anderer Zustand derart, dass die Basis der Epidermis an der Stelle der Knospe eine papillenartige Erhebung der Lederhaut überzieht, sodass die Knospe eine Hochlagerung in der Epidermis zeigt. In diesem Falle fällt die freie Oberfläche der Knospe in eine Ebene mit der freien Oberfläche der Epidermis. Es stimmen diese Verhältnisse völlig mit den bei der Barbe geschilderten Befunden überein.

Die Endhügel trifft man ausschliesslich in Tieflagerung. Sie treten daher meist als Grübchen bei Loupenbetrachtung hervor.

In betreff der Natur der auf Textfigur 3 dargestellten Hautsinnesorgane führe ich noch an, dass es sich hier nur um Endknospen handelt.

Die Endhügel lassen stets wie bei der Barbe die beiden Zellformen unterscheiden: Central angeordnete birnförmige Sinneszellen und periphere fadenförmige Stützzellen (vergl. Taf. III Fig. 4). Dazu kommen die angrenzenden Epidermiszellen als Deckzellen in dem Sinne, wie ich es schon bei der Barbe schilderte.

Die grossen im Seitenkanal eingelagerten Sinnesplatten zeigen das gleiche Verhalten wie bei der Barbe und sind ebenso wie die in der freien Haut angeordneten Sinnesplatten bei Petromyzon (vergl. Taf. II Fig. 2) hinsichtlich des Baues und der Anordnung der sie zusammensetzenden Zellen beschaffen.

Diese Organe sind am Kopf in Gruppen angeordnet, ebenso finden sie sich auf den Körperschuppen im Bereich der Seitenlinie, sowie dorsal und ventral davon. Sie lassen ebenfalls eine lineare Gruppenanordnung erkennen.

Perlorgane: Die Perlorgane von Idus sind in ihrer Anordnung auf die Nähe des freien hinteren Randes der Schuppen beschränkt und liegen hier auf der oberen Fläche in kontinuierlicher oder unterbrochener Reihe (vergl. Textfigur 3, S. 98). Sie sind zahlreicher auf der dorsalen Körperhälfte ausgebildet, nehmen von der dorsalen Mittellinie bis zur Seitenlinie an Zahl ab und finden sich an der ventralen Körperhälfte nur vereinzelt. Auf vielen Schuppen fehlen sie ganz, auf andern bestehen sie zu 1—4, meist asymmetrisch in der Nähe des freien hinteren Schuppenrandes. Auf dem Kopf und zwar in der Parietal- und Frontalgegend stehen sie in Reihen, ähnlich wie ich sie auf Textfigur 4, S. 105 von

Perlorgane.

der Elritze abgebildet habe. Sie stehen dann zwischen den Gruppen von Hautsinnesorganen, oft sind sie in eine solche Gruppe eingereiht. Auf der Fig. 3 Taf. III konnte ich sie nicht einzeichnen, weil sie an diesem Exemplar, das im Spätjahr getötet wurde, nicht ausgebildet waren. Es besteht am Kopf auch hier eine topographische Beziehung zwischen Hautsinnesorganen und Perlorganen, derart, dass sie an symmetrischen Punkten sich vertreten können: wo auf der linken Seite ein Hautsinnesorgan besteht, kann auf der rechten Seite ein Perlorgan entwickelt sein.

Am Rumpf auf den Schuppen tritt dies Verhältnis, wie Textfigur 3 ergiebt, nicht in der Weise hervor. Doch fand ich zu Grunde gehende Hautsinnesorgane ganz in der Nähe von Perlorganen und die Zustände entsprechen ganz dem auf Taf. IV Fig. 3—5 dargestellten Verhalten der Barbe.

Bau der Perlorgane.

Bau: Ein wohlausgebildetes Perlorgan von Idus melanotus habe ich auf Taf. IV Fig. 2 abgebildet. Es ist dies vom Hinterrande einer der dorsalen Mittellinie nahe gelegenen Schuppe, 2 cm hinter dem Opercularrande von einem 23 cm langen Tiere genommen.

Man erkennt an dem senkrechten Schnitte, wie ein Epidermisbezirk, der nicht scharf abgegrenzt ist, sich wesentlich von der angrenzenden Oberhaut unterscheidet. Das intraepidermoidale Kanalsystem, in welchem kleine lymphatische Zellen reichlich vorhanden sind, ist hier unterbrochen. Er fehlt nicht nur zwischen den mittleren Zellenlagen, sondern auch der im Bereich der basalen Epidermiszellenlage wohlausgebildete Plexus fehlt vollkommen. Ebenso fehlen Schleim- und Kolbenzellen gänzlich. Es besteht also dieser Bezirk ausschliesslich aus typischen Epidermiszellen. Diese sind in sehr reichlichen Lagen übereinander geschichtet und dadurch, dass die Zellen der mittleren Lagen zu sehr grossen polyedrischen Elementen herangewachsen sind, die durch weite Intercellularräume von einander getrennt sind, wird offenbar ein beträchtlicher Druck auf die tieferen Zellenlagen in diesem Bezirke ausgeübt. Infolge dessen ist besonders die basale Lage nicht durch hohe pallisadenförmige, sondern durch kleine kubische Zellen dargestellt. Die darüber gelegenen Elemente sind auch klein und dicht gedrängt, was offenbar zum Teil durch diesen Druck veranlasst wird, zum grösseren Teil aber daher rührt, dass hier zahlreiche Mitosen nachweisbar sind, mithin ein beträchtlicher Vermehrungsprozess an diesen Zellen stattfindet. Die mächtigen im Centrum dieses Epidermisbezirks gelegenen Zellen der mittleren Epidermislagen, die einen trübkörnigen Plasmakörper besitzen, nehmen gegen die Oberfläche zu allmählich eine abgeplattete Form an und bilden eine hügelartige Prominenz über die freie Oberfläche. Sie

gehen allmählich in verhornte grosse Zellenplatten über, die dicht zusammengepresst einen konischen Zapfen bilden. Der Uebergang der plasmatischen Zellen in die verhornten Elemente ist ein allmählicher, doch konnte ich keine intermediäre Schicht nachweisen, in welcher Körner (Keratotyalin) in den Zellen aufgetreten wären. Der hier gebildete Hornkegel (H) ist ganz scharf begrenzt an seinem Rande, wenn er auch mit dem stratum corneum der glatten Epidermis zusammenhängt.

Nachdem der Hornkegel einige Wochen bestanden hat, wird er abgeworfen und es bleibt ein flacher Hügel, dessen Überzug von wenigen verhornten Zellen gebildet wird, die eine nicht stärker ausgebildete Schicht darstellen, wie sie im Stratum corneum der glatten Haut besteht, in das sie auch kontinuierlich übergehen.

Die Lederhaut zeigt unter dem Perlorgan keine Veränderung. Nerven konnte ich auch nicht zu dem Gebilde verfolgen. Auch an den nach Golgischer Methode behandelten Perlorganen, wo man in der angrenzenden Epidermis Nervenfasern, so wie sie auch auf Taf. III Fig. 5 abgebildet sind, nachweisen kann, fehlen solche Nerven völlig, woraus sich ergibt, dass wir in diesen Organen keine speziell sensiblen Apparate vor uns haben. Bei der Besprechung der Rückbildungsvorgänge an Hautsinnesorganen der Barbe habe ich hervorgehoben, dass die Papille und mit ihr die zur Sinnesknospe verlaufenden Nervenfasern eine Rückbildung erfahren. An der folgenden Wucherung der angrenzenden Epidermiszellen nehmen darum naturgemäss nervöse Elemente keinen Anteil.

Phoxinus laevis. Die Ellritze bot für die mich interessierenden Fragen ein wichtiges Objekt wegen der starken Ausbildung und charakteristischen Anordnung der Perlorgane. Hinsichtlich der Schuppenausbildung und der dadurch beinflussten Differenzierung der Oberhaut bestehen mit der Barbe und Idus melanotus übereinstimmende Verhältnisse. Kleine Schleimzellen sind am mächtigsten ausgebildet an dem von der davor gelegenen Schuppe bedeckten Teil der oberen Schuppenfläche. Weniger reichlich findet man sie an der unteren Schuppenfläche, wo die Epidermis nur 3—4 Zellenlagen dick ist. Die freie obere Fläche der Schuppe zeigt die reichlichsten Zellenlagen der Epidermis. In ihr befinden sich einzelne kleine Schleimzellen und Kolbenzellen; die typischen Epidermiszellen bilden ein oberflächliches Stratum corneum. In der Nähe des hinteren freien Schuppenrandes fehlen Kolben- und Schleimzellen. Auf dieser freien Fläche sind auch hier der Oberhaut die Hautsinnesorgane und Perlorgane eingelagert. Phoxinus laevis.

Hautsinnesorgane kommen wieder in den drei Formen der Endknospen,

der Endhügel und der Sinnesplatten vor. Während die beiden ersteren in der freien Oberhaut liegen, sind die letzteren ausschliesslich den Kopf- und Seitenkanälen eingelagert.

Endhügel und Endknospen finden sich sehr verbreitet, aber es giebt auch viele Schuppen, auf welchen man sie vergebens sucht. Die Endhügel liegen meist als eine oder zwei auf der Mitte der freien oberen Schuppenfläche, stets in Tieflagerung (Textfigur 4). Sie finden sich hauptsächlich auf Schuppen in der Nähe der Seitenlinie, sowie nahe der dorsalen Mittellinie, sowie jederzeit seitlich von der ventralen Mittellinie.

Die Endknospen sind reichlicher verbreitet und finden sich in der Nähe des freien hinteren Schuppenrandes bald in Hoch- bald in Tieflagerung (vergl. S. 82.)

Die Perlorgane zeigen sich auf jeder Schuppe der dorsalen Körperhälfte und an der ganzen Seitenfläche des Rumpfes, dagegen fehlen sie an der ventralen Rumpfhälfte.

Sie sitzen stets ganz nahe dem freien hinteren Schuppenrande auf der oberen Schuppenfläche und zwar stehen auf jeder Schuppe der dorsalen Körperhälfte 3—7 solcher Organe. Sehr häufig ist das in der Mitte des hinteren Randes sitzende Organ stärker ausgebildet und jederseits finden sich drei etwas kleinere solche. Oft trifft man auch jederseits von dem mittleren Organe nur zwei weitere, oder es besteht ein asymmetrisches Verhalten derart, dass einerseits zwei, andererseits drei Organe sich finden. Im ersten Falle findet man somit sieben, im zweiten fünf, im dritten sechs Organe auf einer Schuppe (vergl. Textfigur 4). Geht man nach der Seitenfläche des Rumpfes herab, so ist der vorherrschende Befund der, dass drei Perlorgane auf jeder Schuppe angeordnet sind, und hier ist eine symmetrische Anordnung stets zu erkennen: ein in der Mitte des freien Hinterrandes gelegenes Organ ist stärker entwickelt, als die beiden andern, die in gleichem Abstand von dem mittleren Organe stehen. So kann man auf jeder Schuppe hier eine Gruppe von drei Organen erkennen, die eine Anordnung zeigen, wie sie auf der obersten Schuppe der Textfigur dargestellt ist.

Zuweilen sieht man dazwischen etwas näher gegen die Basis der Schuppe zu ein ganz kleines Perlorgan entwickelt, aber im allgemeinen herrscht die angedeutete Gruppenstellung überall vor. Gruppen, von 3, 5 und 7 sind die regelmässigsten. Dabei besteht immer ein mittleres Hauptorgan und die andern sind kleinere Nebenorgane.

Der Bau aller dieser Perlorgane ist der gleiche und zeigt genau das Verhalten, wie ich es auf Taf. IV Fig. 2 von Idus melanotus abgebildet habe.

Nur findet man, dass besonders bei den Nebenorganen viel weniger Zellen das ganze Gebilde zusammensetzen.

Diese auf den Schuppen bestehenden Perlorgane erscheinen bei der Betrachtung mit der Loupe als ganz kleine, weissliche Höckerchen (Textfig. 4). Untersucht man dagegen diese Organe am Kopf, so erscheinen sie dem blossen Auge schon als grosse spitze Stacheln, die mit sehr breiter, kreisrunder Basis der Oberhaut aufsitzen. Hier treten sie auch wieder in sehr charakteristischer Weise mit den Hautsinnesorganen in Konkurrenz.

Textfig. 5 stellt den Kopf von Phoxinus von der Dorsalfläche aus gesehen dar. Man erkennt die Öffnungen des Frontal-Subraorbitalkanals (K), ferner sieht man die Hautsinnesorgane, aus Endknospen und Endhügeln bestehend nicht in Gruppenanordnung, aber Fluren bildend. Diesen sind auch stets die Perlorgane (P) eingelagert, die somit stets zwischen den Hautsinnesorganen liegen. Sie

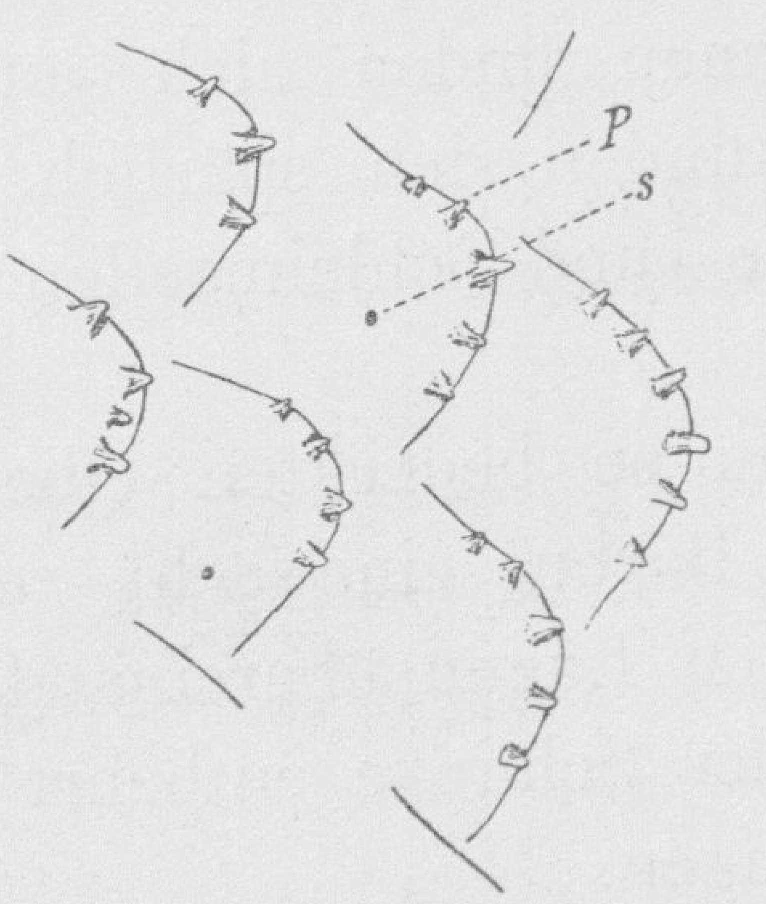


Fig. 4.
Körperschuppen von Phoxinus laevis. *P*: Perlorgan. *s*: Endhügel.

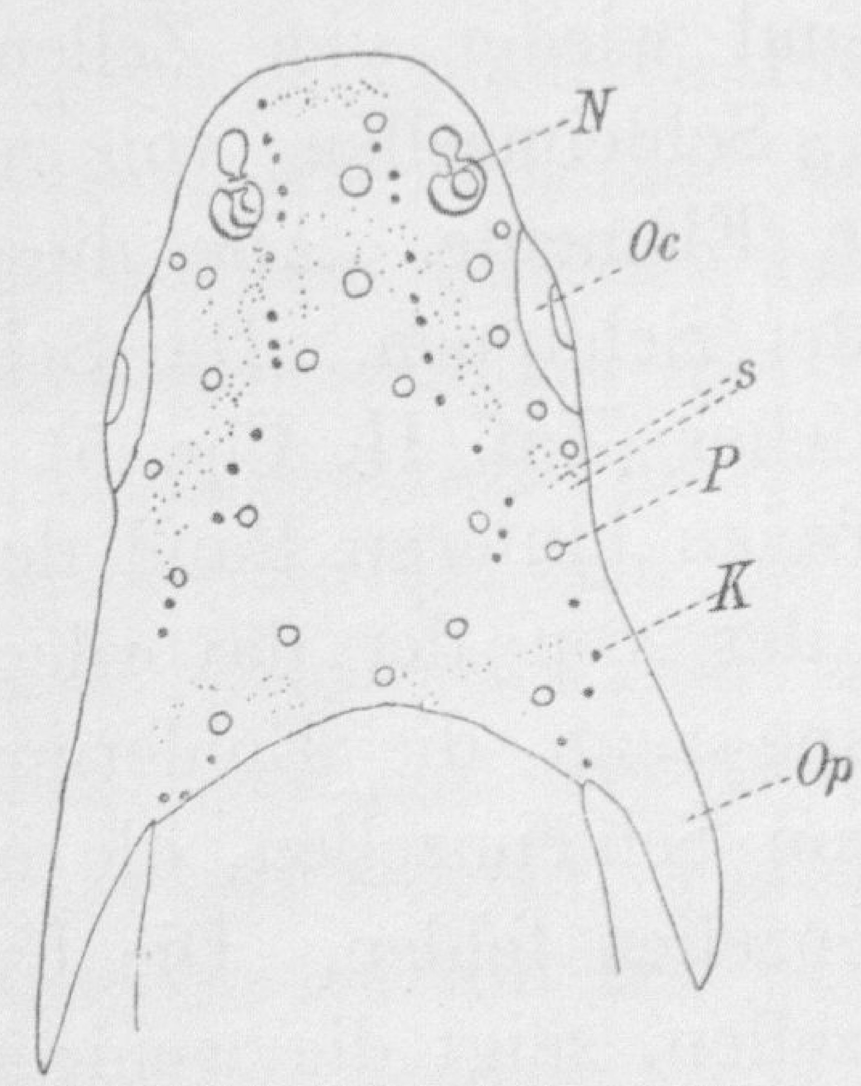


Fig. 5.
Dorsalfläche des Kopfes von Phoxinus laevis (Männchen im Hochzeitskleide). *N*: Nasenloch. *Oc*: Auge. *Op*: Kiemendeckel. *K*: Öffnungen der Kopfkanäle. *P*: Perlorgane. *s*: Hautsinnesorgone.

bilden nicht ganz regelmässige Reihen. Eine solche verläuft jederseits bogenförmig über dem Auge (Oc), ferner beginnt eine solche zwischen den äusseren Nasenöffnungen (N) und verläuft mit der anderseitigen divergierend nach hinten. Gerade vor dem Beginn der Schuppen, im Nacken, bildeten fünf grosse Perlorgane eine eigentümliche symmetrische Figur. Überall sieht man sie umgeben von Hautsinnesorganen (s), die als feine Punkte dargestellt sind. Ganz ebenso, wie auf der dorsalen Fläche des Kopfes finden sich diese Organe an der Seiten-

fläche des Kopfes und auf dem Kiemendeckel in unsymmetrischen Reihen zwischen den Hautsinnesorganen angeordnet.

Im Bau stimmen sie völlig mit den bei Idus geschilderten Perlorganen überein, der Hornkegel zeigt hier nur eine sehr mächtige Ausbildung und ist so fest, dass man diese Organe mit den Fingern als feste starre Dornen fühlen kann. Auch diese Horngebilde sind nur von kurzem Bestand, sie werden zur Brunstzeit beim männlichen Tier ausgebildet, dann abgeworfen. Ihr Keimlager bleibt bis zum folgenden Frühjahr in dem ruhenden Zustand, wie ich ihn bei der Barbe (S. 92 u. ff.) geschildert habe.

Cyprinus carpio.

Karpfen. Die Oberhaut des Karpfen hat sehr grosse Ähnlichkeit mit derjenigen der Barbe. Auch hier, wo grosse Schuppen ausgebildet sind, zeigen sich Verschiedenheiten im Bau der Epidermis an den verschiedenen Teilen der Schuppenoberfläche.

Es sind wieder vier Zellenformen zu unterscheiden: indifferente Epidermiszellen, Schleimzellen, von verschiedener Grösse, grosse Kolbenzellen und lymphatische Elemente. Alle diese Zellenformen finden sich auf der freien Oberfläche der Schuppen. Die Schleimzellen finden sich spärlich, die Kolbenzellen reichlicher (Taf. II, Fig. 5). Die Kolben- und Schleimzellen verschwinden gegen den freien hinteren Rand der Schuppe.

Auf der von der davorliegenden Schuppe bedeckten Oberfläche einer jeden Schuppe zeigt die Epidermis wie bei Barbus eine sehr reichliche Entwickelung von Schleimzellen, die in mehrfachen Lagen übereinander geschichtet sind. Kolbenzellen fehlen. Die Unterfläche der Schuppe entbehrt der Schleim- und Kolbenzellen, zeigt die wenigsten Zellenlagen.

Lymphatische Zellen sind ebenfalls wie bei der Barbe angeordnet, bilden einen tiefen Plexus und erfüllen auch die weiten Intercellularräume zwischen den tiefen Lagen der Epidermiszellen. Besonders reichlich finden sie sich in der Tiefe der Schuppentaschen, wo die Epidermis von der Unter- auf die Oberfläche der nächstfolgenden Schuppe umschlägt. Hier sind die lymphatischen Zellen so dicht angeordnet, dass die Epidermiszellen fast ganz zerstört sind. Zwischen deren spärlichen Resten finden sich enorm erweiterte intercelluläre Räume, in welchen lymphatische Zellen zu dichten Klumpen vereinigt liegen. Der tiefe Plexus, welcher wie bei der Barbe zwischen den basalen Teilen der tiefsten Cylinderzellenlage angeordnet ist, findet sich sowohl an den bedeckten Teilen der Schuppenoberfläche, als auch an der frei zu Tage liegenden oberen Schuppenfläche. Dazu bitte ich Taf. II Fig. 9 und 10 zu vergleichen. Fig. 9 ist dem Punkte x der Fig. 5 entnommen. Hier kommt eine eigentümliche und

schräge Abplattung der Zellen in den mittleren Epidermislagen zu Stande, durch den Druck des freien Randes der davor gelegenen Schuppe. Die Schleimzellen, Becherzellen zeigen hier eine sehr verschiedene Grösse (Fig. 9).

Fig. 10 der Taf. II ist der Stelle y der Fig. 5 entnommen. Während die Bildung und Anordnung der Schleimzellen nichts von den bei der Barbe geschilderten Verhältnissen Abweichendes erkennen lässt, sind sie in ihrem Bau insofern verschieden, als sie eine ungleiche Grösse besitzen, es kommen mächtig grosse solche Zellen vor. Auch die Kolbenzellen zeigen Besonderheiten. Manche sind nicht von den bei der Barbe beschriebenen verschieden. Sie sitzen ebenfalls auf der Basis der Epidermis mit schlankem Stiele auf, besitzen ein kolbig angeschwollenes Ende, das den kugeligen Kern birgt und erstrecken sich durch etwa 10—12 Zellenlagen in die Höhe. Andere aber sind etwas kleiner und haben kugelige Form, stehen nicht durch einen Stiel auf der Basis der Epidermis auf, sondern lagern abgeschlossen mitten zwischen den Epidermiszellen und können auch zwischen den abgeplatteten Elementen der oberflächlichsten Lage gefunden werden. Zuerst war ich der Ansicht, diese kugeligen Gebilde seien Zellen besonderer Art, indessen fand ich bald Zustände, welche mich belehrten, dass die kugeligen Zellen direkt aus den Kolbenzellen hervorgehen, indem sie ihren Stiel von der Epidermisbasis nachziehen. Auch sprach der, abgesehen von der Form, durchaus gleichartige Bau für ihre Gleichwertigkeit. Dass die Verschiedenheit der Form nicht etwa nur ein Trugbild ist, hervorgerufen durch schräge Schnittrichtung, belehren uns Isolierpräparate, wo wir die gleichen Zustände finden, wie ich sie auf Taf. IV, Fig. 1a von Idus melanotus abgebildet habe. Sie stimmen im Bau genau mit den bei Barbus geschilderten Befunden überein. In den kugeligen Gebilden sind von der Epidermisbasis abgelöste Elemente zu erblicken, die mit den übrigen Zellen weiter emporrücken und bald an der freien Oberfläche abgestossen werden (Taf. II, Fig. 10x).

Leuciscus cephalus. Auch bei dieser Form besteht die Epidermis aus den verschiedenen Zellen in der gleichen Anordnung, wie bei den vorher besprochenen Cyprinoiden. Die auf der freien oberen Schuppenfläche zerstreuten Kolbenzellen zeigen das gleiche Verhalten wie beim Karpfen. Die kleineren Schleimzellen sind auf den bedeckten Schuppenflächen sehr reichlich ausgebildet und durchweg von gleicher Grösse (Vergl. Taf. II, Fig. 13 von der Barbe). Leuciscus cephalus.

Die Hautsinnesorgane verhalten sich wie bei Idus melanotus, sie sind in gleicher Anordnung und Verbreitung hier entwickelt.

Endknospen finden sich auf vielen Schuppen in Hoch- oder Tieflagerung in der Epidermis. Im senkrechten Schnitt entsprechen sie genau dem Bild einer

solchen, wie es auf Taf. III Fig. 8 von der Barbe dargestellt ist. Ich habe von diesen Organen auch Querschnitte, durch Tangentialschnitte der Epidermis hergestellt und gebe hiervon auf Taf. III Fig. 9 und 10 Abbildungen. Fig. 9 ist durch die Kernzone der Endknospe gelegt, entsprechend der Linie a—b der Fig. 8, während Fig. 10 mehr der freien Oberfläche der Linie c—d der Fig. 8 entsprechend geführt ist. Die Sinneszellen liegen in diesen Organen dicht gedrängt (s); zwischen denselben ist eine sehr geringe intercellulare Substanz, den Intercellularlücken der Epidermis entsprechend, doch sind hier keine feinen Verbindungsfäden zwischen den Sinneszellen nachweisbar. Gegen die etwas dunkler gefärbte intercellulare Substanz treten die Körper der Sinneszellen als helle Gebilde hervor. Um die letzteren ist sowohl an Fig. 9 als 10 erkennbar eine einfache Lage von Zellen angeschlossen, welche in der Tiefe (Fig. 9) noch nicht so sehr abgeplattet sind, wie dies nahe der freien Oberfläche der Fall ist (Fig 10). Diese Zellen mit d bezeichnet, stellen die Deckzellen dar, haben sich aus den basalen Epidermiszellen in der angezeichneten Weise der Sinnesknospe angepasst und sind dieser fest angelagert. Unmittelbar um diese Deckzellen folgen die davon in ihrer Form gar nicht mehr beeinflussten indifferenten Epidermiszellen.

Perca fluviatilis.

Perca fluviatilis. Die Oberhaut des Barschs zeigt viel einfachere Zustände als diejenige der vorher besprochenen Cyprinoiden. Es fehlen hier die Kolbenzellen. Auf Taf. II Fig. 8 gebe ich einen senkrechten Durchschnitt durch die Epidermis von der freien oberen Fläche einer Körperschuppe. Man findet hier gleichartige Epidermiszellen in der bekannten Schichtung. Schleimzellen sind in verschiedener Grösse zerstreut, aber nicht zahlreich nachweisbar. Auffallend erschien mir, dass lymphatische Zellen fast gar nicht in der Oberhaut nachweisbar waren. Es fehlt auch gänzlich der Plexus zwischen der basalen Zellenlage. An den bedeckten Schuppenflächen sind die Schleimzellen zahlreicher, etwa wie bei der Barbe (Fig. 13 Taf. II), auch treten lymphatische Zellen hier zwischen den Zellen auf, aber ein kompliziertes intraepidermoidales Kanalsystem ist auch hier nicht ausgebildet, die Lymphzellen liegen unregelmässig zerstreut in den intercellulären Lücken.

Die Hautsinnesorgane sind am Kopf und in den Seitenkanälen, wie bei Barbus und Idus angeordnet als Sinnesplatten, in der freien Oberhaut finden sich Endhügel und Endknospen am Kopf zahlreicher, am Körper auf den Schuppen aber nur spärlich, doch treten auch hier Gruppen wie bei Idus melanotus auf.

Von Perlorganen konnte ich bei Perca nichts nachweisen.

Salmo fario.

Forelle. Die Oberhaut der Forelle verhält sich bedeutend viel einfacher, als bei Cyprinoiden. An senkrecht gegen die Hautoberfläche ausgeführten Schnitten, welche die Schuppen in der Gegend der Seitenlinie aus der Rumpfmitte der Länge nach durchschneiden, erkennt man Folgendes:

Wie schon bei Betrachtung der Oberfläche mit der Loupe die Schuppen nicht als starkprominierende Gebilde hervortraten, sondern sich nur als feine Linien, an den Grenzen der knöchernen Schuppen zeigten, so erscheint auf dem Schnitt die Oberhaut ganz glatt und gleichmässig über die Oberfläche der Schuppen wegziehend; an den Schuppengrenzen sendet sie aber schwach entwickelte Schuppentaschen in die Tiefe, eine kleine Strecke weit unter die Knochenschuppe. (Taf. II, Fig. 6). Die Wandung solcher Schuppenumtaschen besteht aus zwei Lamellen, die im Grunde der Tasche in einander umbiegen. Es entspricht die Epidermis dieser Schuppentasche der Unterfläche der Schuppe und der von der zunächst der vorliegenden Schuppe bedeckten Oberfläche einer Schuppe, wie ich sie von Cyprinus carpio und Barbus auch abgebildet habe.

Betrachten wir zunächst den Teil der Epidermis, welcher die freie Oberfläche des Körpers bildet, d. h. den Teil, welcher den unbedeckten Abschnitt der Oberfläche einer Cyprinoidenschuppe entspricht, so finden wir, dass bei der vorliegenden Forelle, die Epidermis aus 8—10 Zellenlagen besteht. Sie ist nur aus dreierlei Elementen zusammengesetzt: 1. indifferenten Epidermiszellen, 2. becherzellenartigen Schleimzellen von ganz gleicher Grösse und 3. lymphatischen Elementen. Kolbenzellen, wie ich sie bei Cyprinus und Barbus abgebildet habe, fehlen hier vollkommen. An diesem Teil der Oberhaut lassen sich in Bezug auf die indifferenten Epidermiszellen drei Schichten unterscheiden: a) eine tiefe einfache Schicht hoher Cylinderzellen, die Basalschicht. Deren Elemente sind gleichzeitig langgestreckt, ihr Plasmakörper feinkörnig, der ovale Kern central angeordnet. Die Basalfläche dieser Zellen ist ausgefranzt und dies stellt sich bei fest zusammenlagernden Elementen in normaler Lage als feine Längsstreifung dar. Auf diese Basalschicht folgt: b) eine mittlere Schicht, die aus 6—8 Lagen gleichartiger kubischer Zellen besteht, deren kugelige Kerne auch alle central angeordnet sind. Den oberflächlichen Abschluss bildet endlich: c) ein aus 1—2 Zellenlagen bestehendes Stratum corneum, dessen Elemente ganz abgeplattet sind. Dass wir es thatsächlich mit verhornten Zellen zu thun haben, ergiebt sich aus der Resistenz der Zellen gegen 10% Kalilauge sowie aus Farbereaktionen. Bei der mehrfach erwähnten Färbung mit Hämatoxylin und nachträglich Säurefuchsin-Pikrinsäure tritt eine Gelbfärbung der Zellkörper des Strat. corneum ein. Die Zellen dieser Schicht sind in fortwährender Abschilferung begriffen und solche abgestossene Zellen liegen einzeln oder in Gruppen der freien Oberfläche auf.

Der Verhornungsprozess spielt sich an der einzelnen Zelle in charakteristischer Weise ab. Es bildet sich eine Umwandlung der peripheren Plasmaschicht aus, welche zu einer resistenten starklichtbrechenden Masse wird; diese umgiebt wie ein dicker Mantel die Zelle. Die Hornsubstanz stellt somit eine dicke Zellmembran dar, welche aber nicht von dem Zellkörper nach aussen abgeschieden wird, sondern direkt aus Teilen der Zelle sich bildet. Der innere Teil der Zelle erleidet ebenso wie der Kern, der ihm eingelagert ist, ebenfalls Veränderungen, die sich ähnlich verhalten, wie die Vorgänge bei der Schleimbildung. Direkt um den Kern treten glashelle Tröpfchen auf, unter deren Bildung der Kern an Grösse abnimmt, eine unregelmässige Gestalt erhält und sich ganz homogen färbt. Die hellen Tröpfchen vermehren sich dabei, sodass der ganze innere Teil des Zellenplasmas, vom Kerne bis zur äusseren Hornkapsel deutlich eine schaumige Struktur erkennen lässt. Eine verhornte Zelle zeigt damit folgenden Bau. Im Centrum liegt ein ovaler oder unregelmässig geformter, wie die ganze Zelle abgeplatteter Kern, homogen gefärbt. Um denselben liegt ein innerer Plasmahof, aus schaumiger Masse (Schleim) bestehend und den oberflächlichen Abschluss bildet eine dicke Hornschicht. In diesem Zustande werden die Zellen abgestossen.

Die Schleimzellen finden sich regellos zerstreut und ziemlich gleichmässig verteilt zwischen den Elementen der mittleren Schicht. Sie bilden sich aus den indifferenten Zellen der tieferen Lage und rücken gleichmässig mit den indifferenten Elementen in die Höhe, bis sie die freie Oberfläche erreichen, wo sie sich dann öffnen und nach Entleerung ihres schleimigen Inhaltes abgestossen werden. Man kann an günstigen Schnitten sehr gut erkennen, dass die basale Zellschicht der Epidermis auch die Matrix der Schleimzellen darstellt. Taf. II Fig. 12 zeigt, dass eine Zelle, welche zur Schleimzelle sich heranbildet, sich aus dem Verband der basalen Zellen löst und in die Höhe rückt, sodass an der Stelle, die sie einnahm, zwischen den Elementen der basalen Schicht eine Lücke nachweisbar ist. Ich erkenne auch hier, dass die Bildung eines ersten Schleimtropfens im Plasmakörper unmittelbar neben dem Kern auftritt und zwar in der der freien Oberfläche der Epidermis zugekehrten Hälfte der Zelle. Die Form des Kernes wird dabei verändert, insofern der letztere nicht langoval bleibt, wie in den angrenzenden Zellen der basalen Schicht, sondern kugelig wird, dabei aber an Grösse abnimmt. Er behält seine Struktur vollkommen bei, auch erscheint mir an der Kernmembran keine Änderung einzutreten, so wie ich es bei Petromyzon geschildert und abgebildet habe.

Trotzdem kann ich hierin keinen wesentlich andern Modus der Schleimbildung erkennen, als bei Cyklostomen. Ich halte den Kern hier für ebenso

an der Schleimbildung beteiligt, wie dort. Das ergiebt sich erstens aus der Lage des Schleimtropfens am Kern und zweitens aus der deutlich zu konstatierenden Volumenabnahme des Kerns. Die letztere ist nur zu verstehen, wenn Stoffe aus dem Kern ausgetreten sind. Dieser Vorgang ist hier wohl viel feinerer Art, als bei Petromyzon, wo eine feinwabige Struktur des Kerns der Schleimbildung vorausging und man im Anschluss daran deutlich ein Austreten des Inhalts der hellen Bläschen in den Plasmakörper unter Berstung ihrer Wandung und der Kernmembran nachweisen konnte. Hier findet sich nicht die Ausbildung heller Bläschen im Kern. Die entsprechende Substanz bleibt offenbar gleichmässiger verteilt in der Kernsubstanz und tritt durch Diosmose aus dem Kern in den Plasmakörper über, wir erkennen den Vorgang nur an seinen Folgen: Schleimbildung neben dem Kern, unter Volumenabnahme des letzteren.

Zellen, welche gerade im Beginne der Schleimbildung stehen, findet man sehr zahlreich zwischen den Elementen der tieferen Lagen der Epidermis. Der Schleim stellt hier immer einen einheitlichen hellen Tropfen dar, der Plasmakörper der Zelle ist dabei noch wohl entwickelt. Mit dem Grösserwerden des Schleimtropfens wird die Zelle bekanntlich stark aufgebläht und der Plasmakörper stellt nur einen dünnen oberflächlichen Wandbelag dar, während zugleich der Kern nicht nur eine Abplattung und basale wandständige Lage einnimmt, sondern auch in seiner Substanz eine Änderung erfährt. Er besteht dann, ähnlich wie bei Petromyzon, nur aus dunkel gefärbter starklichtbrechender Chromatinsubstanz. Man kann die Heranbildung der Schleimzellen von den tiefsten zu den oberflächlichen Zellenlagen ganz deutlich verfolgen, es sind dies bekannte Dinge, auf die ich nicht weiter einzugehen brauche.

Die dritte Form der in der Epidermis der Forelle nachweisbaren Zellen habe ich in Übereinstimmung mit andern Autoren als lymphatische Elemente bezeichnet. Diese Gebilde finden sich zwischen den übrigen Zellen zerstreut. Sie sind in den intercellulären Räumen der Epidermis zerstreut. Was ihren Bau betrifft, so sind sie bedeutend viel kleiner als die epithelialen Zellen, ihr Kern ist von der mannigfaltigsten Gestalt: bald kugelig, bald lang gestreckt, oft gewunden, indem er sich zwischen den Epithelzellen weit hindurchzwängt. Der Kern ist immer ganz stark glänzend und homogen im ungefärbten Zustand, mit den verschiedensten Farbstoffen behandelt, zeigt er sich stets sehr intensiv dunkel und durchaus gleichmässig tingiert, sodass keine Struktur erkennbar ist, während eine solche an den benachbarten Epidermiszellen sehr klar und deutlich hervortritt.

Der Zellkörper dieser Elemente sieht auf Schnitten ganz hell und homogen aus, an Isolierpräparaten erkennt man aber, dass er aus feinkörnigem Plasma besteht. Auch die Form der Zellen lässt sich nur an solchen Präparaten erkennen. Da sieht man denn, dass diese Elemente verästelte Zellen von sehr verschiedener Form darstellen.

Die Anordnung der lymphatischen Zellen in der Epidermis ist eine sehr charakteristische. Sie sind nicht regellos intercellulär verteilt, sondern bilden eine regelmässige Lage gerade über der basalen Cylinderzellenschicht der Epidermis. Hier finden sich weite intercelluläre Räume, deren grosse Ausdehnung durch jene Elemente verursacht ist. Ausser dieser regelmässigen Lage finden sich überall, aber zerstreut und vereinzelt, solche Zellen auch zwischen den Epithelzellen der oberflächlichen Epidermislagen. Auch zwischen den Cylinderzellen der basalen Epidermisschicht selbst finden sich solche kleine verästelte Elemente und diese stehen einerseits mit der geschlossenen Lage, welche diese Zellen über dieser tiefsten Epidermislage bilden, in Zusammenhang, andererseits zeigen sie aber auch direkte Verbindung mit dem unterliegenden Bindegewebe. Die Intercellularlücken sind in der ganzen Epidermis sehr weit und bilden ein mächtiges intraepidermoidales Kanalsystem. Auch zwischen den basalen Cylinderzellen sind solche weite Lücken, die gerade an den Stellen, wo verästelte kleine Zellen angeordnet sind, noch eine beträchtliche Erweiterung erfahren.

Um über die Anordnung der verästelten Zellen an der Stelle, wo sie eine regelmässige Lage über der basalen Epidermislage bilden, ein genaues Urteil zu erhalten, fertigte ich Flächenschnitte durch die Epidermis an. Da ergab sich denn, dass besagte verästelte Zellen an der angeführten Stelle einen sehr regelmässigen und geschlossenen Plexus bilden, derart, dass die Fortsätze dieser Zellen alle mit einander in direktem Zusammenhange stehen.

Diese Befunde der verästelten Zellen in der Epidermis geben zu sehr vielen Fragen Veranlassung. Die erste Frage betrifft den Bau der Zellen, die zweite die Anordnung, die dritte die Herkunft und Natur dieser Gebilde und die vierte die Funktion solcher Elemente in der Epidermis.

1. Aus dem Bau der Elemente ergiebt sich, dass sie von den übrigen Zellen der Epidermis scharf zu trennen sind. Man findet niemals Übergangsstadien zwischen beiden, so dass man etwa ihre Bildung aus anderen Zellen der Oberhaut erkennen könnte. Diese Zellen sind vielmehr nur als fertig gebildete Elemente vorhanden. Der einzige Unterschied besteht in einer zuweilen nachweisbaren Grössendifferenz des Kernes.

Am Bau des Kernes fällt das reichliche Vorhandensein von Chromatinsubstanz auf. Der Zellkörper hat wie der Kern eine verschiedene Gestalt. Er

besitzt lange Plasmafortsätze. Dies kann die Folge von Bewegungserscheinungen sein, die Zellen können als Wanderzellen zwischen den übrigen Epidermiszellen umherkriechen. Als solche Wanderzellen würden sich die Zellen zum Zwecke der leichteren Beweglichkeit aller überflüssigen Stoffe entledigt haben und daraus würde ihre Kleinheit und die Beschaffenheit des Kernes verständlich.

2. Aus der Anordnung der Zellen in der Epidermis ergiebt sich, dass gleichsam ein Sammelpunkt dieser Elemente als geschlossene einfache Lage über der basalen Epidermiszellenschicht besteht. In dieser Lage, die ich nie vermisste, glaubte ich eine Bildungsstätte der fraglichen Zellen erblicken zu müssen, ich fand auch thatsächlich wiederholt Mitosen. Von hier aus gelangen offenbar solche Zellen zwischen die oberflächlichen Lagen der Oberhautzellen. Die angegebene geschlossene Lage steht aber auch mit ähnlichen Zellen in Verbindung, welche unter der Epidermis im Bindegewebe liegen. Im Bindegewebe liegen diese Zellen in sehr grosser Anzahl einzeln zerstreut, bilden nie regelmässige Schichten oder geschlossene Gruppen. Wo stammen nun diese Zellen her?

3. Entstehen diese Zellen in der Epidermis aus deren Elementen? Vollkommen ausgeschlossen ist dies nicht. Wenn es auch beim ausgebildeten Tier nicht mehr nachweisbar ist, da die Zellen so weit differenziert sind, dass sie sich nur durch Teilung aus sich selbst regenerieren, so kann ihre Ausbildung aus epidermoidalen Zellen doch in embryonalen oder postembryonalen Entwickelungsstadien erfolgen. Ebenso sehen wir ja auch die Sinneszellen der Endknospen und Endhügel sich nur aus sich selbst später weiter bilden und doch sind es nur speziell differenzierte Epidermiszellen. Indessen ist bei den hier besprochenen Zellen doch die Beziehung zu ähnlichen Zellen des Corium zu beachten. Häufig erkannte ich, wie eine Zelle zum Teil noch im Corium, zum Teil schon zwischen den tiefsten Epidermiszellen lag. Dies weist darauf hin, dass sie entweder von der Epidermis in die Lederhaut oder umgekehrt von letzterer in die Epidermis einrücken. Meist nimmt man das letztere an, weil im Bindegewebe solche Zellen schon nachweisbar sind, ehe solche in der Epidermis erscheinen. Bevor man dies entscheiden kann, ist Genaueres über die Zeit und die Art des ersten Auftretens dieser Zellen in der Epidermis zu untersuchen. An eine andere anatomische Bedeutung dieser Zellen hat man noch zu denken, im Hinblick auf die eigentümliche regelmässige Plexusbildung, welche sie zeigen. Bei der Barbe zeigte sich der Plexus nach Behandlung mit Goldchlorid sehr scharf hervortretend und intensiv schwarz oder violett gefärbt. Dieser Befund legt die Frage nahe, ob wir in diesen Zellen nicht nervöse Elemente vor uns

haben, ob es sich hier nicht um einen intraepidermoidalen Nervenplexus handelt. Es müssten dann aber doch auch Zusammenhänge mit subepithelialen oder in die Epidermis eintretenden Nerven nachweisbar sein, davon fand ich keine positiven Nachweise.

4. Wir sind somit zu der Frage nach der Funktion dieser Zellen in der Epidermis gelangt. Ich hatte lange die Ansicht, dass in der Epidermis zwei Matrixschichten beständen, eine epitheliale in der basalen Cylinderschicht der Oberhaut und eine zweite in dem Plexus, welchen die verästelten Zellen über der Cylinderzellenschicht bilden. Die Elemente dieser beiden Matrixlagen sollten in verschiedener Weise sich an dem Aufbau der Epidermis in ihren oberflächlichen Lagen beteiligen. Ich hatte zahlreiche Befunde, welche mir den Eindruck erweckten, als gingen viele Schleimzellen aus den verästelten Zellen hervor, während die Cylinderzellen hier nur die indifferenten Epidermiszellen lieferten. Ich besitze viele Präparate, welche es als sicher erscheinen lassen, dass die verästelten Zellen in der Epidermis eine Umwandlung zu Schleimzellen erfahren und doch nehme ich Anstand, die Bildung der normalen Schleimzellen von solchen Elementen abzuleiten. Man erkennt daneben sehr zahlreiche unzweifelhafte Epidermiszellen, Cylinderzellen, welche sich zu Schleimzellen ausbilden.

Endlich dachte ich daran, dass die verästelten Zellen in der Epidermis Blutkörperchen sein könnten, nicht rote natürlich, denn sonst müsste man an lebenden Präparaten den roten Farbstoff ja direkt erkennen, auch würde die Form der Zellen dagegen sprechen, aber ich hielt sie für weisse Blutkörperchen, die mit dem Blutplasma in die intraepidermoidalen Räume eindringen. Es ist vielfach bei niederen Tieren, aber auch bei Wirbeltieren (Amphibien) eine direkte Kommunikation von Blutkapillaren mit den intraepidermoidalen Spalträumen wahrscheinlich gemacht worden. Es würde sich damit auch die Anhäufung der Zellen über der basalen Cylinderzellenschicht erklären, da hier die Intercellularlücken die weitesten Räume darstellen, in welcher sich die meisten ins Epithel eintretenden Blutkörperchen sammelten. In die feineren Räume zwischen den Zellen der oberflächlichen Lagen dringen nur wenige Blutzellen ein, eben wegen der Enge des Raumes. Gegen die Natur dieser Zellen als weisse Blutkörperchen spricht aber die Verteilung ähnlicher Zellen unter dem Epithel, auf die ich oben schon hinwies.

Nach allem dem kann ich in diesen Elementen nur lymphatische Zellen erblicken, die in die intercellulären Lücken der Epidermis von der Kutis her eindringen; was sie für Aufgaben hier zu erfüllen haben, lässt sich aus dem anatomischen Befund nicht entscheiden.

Betrachten wir nun noch die Teile der Epidermis, welche als rudimentäre Schuppentaschen zwischen die Schuppen eingesenkte kurze Doppellamellen bilden, so finden wir hier sehr einfache Verhältnisse. Die Zahl der Zellenlagen nimmt ab, die Zellen der basalen Lage geben ihre Cylinderform auf und gehen in abgeplattete Elemente über. Die Lamelle der Schuppentasche, welche die Unterfläche der daran liegenden Schuppe bekleidet, besitzt stets weniger Zellenlagen, als die andere. Sie besteht meist aus zwei Lagen, zwischen den abgeplatteten Elementen sind sehr wenige Schleimzellen und spärliche lymphatische Zellen angeordnet.

Die andere Lamelle, welche nach hinten in die freie Oberfläche der Schuppe sich fortsetzt, besteht aus 3—4 Zellenlagen und es sind die gleichen Zellformen nur in geringerer Anzahl vorhanden. In der Tiefe, wo beide Lamellen der Schuppentasche in einander umbiegen, also im Grund der Tasche finden sich viel reichlicher lymphatische Zellen zwischen den andern Epidermiszellen eingelagert, als an anderen Stellen. Sie sind hier so zahlreich, dass ein Plexus verwischt wird, er geht auf in der Masse der Zellen, welche die ganze Epidermis hier durchsetzen.

Hautsinnesorgane: Die Hautsinnesorgane der Forelle sind in Kanälen angeordnet, welche am Kopf und Rumpf die gleiche Anordnung wie bei der Barbe und Idus zeigen. In der freien Oberhaut angeordnete Endhügel und Endknospen finden sich in spärlicherer Verteilung als bei den beschriebenen Formen. In ihrem Bau zeigen sie das gleiche Verhalten.

Perlorgane konnte ich nicht nachweisen.

Aal. Die Epidermis des Aals erinnert in ihrem Bau in einigen Punkten an die Oberhaut der Cyklostomen, zeigt aber doch auch wieder wesentliche Besonderheiten. Unterschiede sind: 1. das Fehlen der Körnerzellen, 2. das Vorhandensein von verästelten Pigmentzellen zwischen den Elementen der Oberhaut und 3. die lymphatischen Zellen, welche über der basalen Cylinderzellenschicht einen regelmässigen Plexus bilden und auch zwischen den Zellen der höheren Lagen allenthalben zerstreut liegen. Von der Oberhaut anderer Knochenfische weicht der Bau der Epidermis ebenso beträchtlich ab, durch die eigentümliche Ausbildung der Kolbenzellen, durch die Bildung von Schleimzellen sehr verschiedener Grösse und durch das Verhalten der oberflächlichsten Zellenlage, welche aus sehr grossen, nicht verhornten Zellen mit dickem Kutikularsaum besteht. Ein Stratum corneum, welches wir bei andern Formen stets durch 2—5 Zellenlagen dargestellt sehen, fehlt hier gänzlich. Die indifferenten Epidermiszellen sind in ihrem Bau nicht verschieden von denen anderer Teleostier. Die basale Cy-

Anguilla vulgaris.

linderzellenschicht ist ganz regelmässig ausgebildet. Da die Schuppen nur rudimentäre Gebilde sind, welche die Epidermis nicht beeinflussen, insofern sie keine Prominenzen bilden, so ist die Oberhaut völlig glatt und gleichartig, es bestehen nirgends Schuppentaschen.

Darin zeigt die Oberhaut des Aals wieder einen bedeutsamen Unterschied gegenüber dem Verhalten bei Teleostiern mit grossen Schuppen. Betrachten wir die Schleimzellen auf ihre Entwickelung, so finden wir, dass sie sich ebenso bilden, wie bei Cyklostomen und anderen Teleostiern, d. h. auch hier spielt der Kern eine wesentliche Rolle bei der Bildung des Schleims. Der erste Schleimtropfen bildet sich unmittelbar dem Kern anliegend, der letztere zeigt aber nicht vorher die feinschaumige Struktur, wie ich es bei Petromyzon schilderte. Mit der Zunahme des Schleims, der in grossen Tropfen den Zellkörper erfüllt, nimmt der Kern an Volumen ab, er wird dabei abgeplattet und färbt sich intensiver wie vor der Schleimbildung, da er seinen weniger färbbaren Kernsaft offenbar bei der Schleimbildung abgiebt. Die Schleimzellen bilden sich in der verschiedensten Grösse aus und erreichen auch in diesen verschiedenen Grössen die Oberfläche, wo sie sich ihres Inhalts entleeren (Taf. III, Fig. 1).

Die Kolbenzellen sah ich bei keinem andern Fisch in dieser Ausbildung bestehen. Erstens sind sie sehr zahlreich, bilden wohl die Hauptmasse der Epidermis. Ferner sind sie nur zum Teil Kolbenzellen, derart, dass sie mit schlankem Stiel der Basis der Epidermis aufsitzen und ein nur leicht verdicktes kolbiges Ende besitzen. Ebenso viele solcher Zellen sind kugelig und liegen in dieser Form oft schon in den tieferen Epidermislagen, zahlreicher allerdings sind sie oberflächlicher angeordnet. Man sieht auch vielfach, dass solche Elemente an der freien Oberfläche abgestossen werden. Der Bau der einzelnen Zelle ist ein viel komplizierterer, als bei andern Fischen. In den tiefsten Lagen findet man kleinere Kolbenzellen, welche sich höchstens durch 2 Zellenhöhen (der indifferenten Epidermiszellen) erstrecken. In solchen Zellen liegt der kugelige Kern central und der Zellkörper zeigt eine glänzende homogene Beschaffenheit und blassgelbe Farbe. Dicht dem Kern angelagert und zwar in der einen Zelle über, in einer andern Zelle unter dem Kern, in einer dritten neben demselben liegt ein glasheller Tropfen, der mehrere kleine stark glänzende Körnchen enthält. Mit dem weiteren Wachstum der Zelle nimmt der glänzende homogene Zellenkörper am meisten zu und bildet die Hauptmasse einer langgestreckten Kolbenzelle, während er bei den kugeligen Formen dieser Zellen nur eine äussere nicht allzu dicke Zone bildet. Der dem Kern dicht angeschlossene helle Tropfen mit den feinen stark glänzenden Körnchen nimmt ebenfalls bedeutend an Grösse zu und unter seiner Ausbildung erleidet wieder der kugelige Kern

eine Volumenabnahme und Abplattung. Der Kern findet sich dann in der verschiedensten Lagebeziehung zu dem grossen hellen Gebilde, ist keineswegs immer basalwärts von diesem zu finden. Es werden demnach zwei Arten von Exkret in einer solchen Zelle gebildet: 1. eine homogene starklichtbrechende Substanz als direktes Differenzierungsprodukt des Plasmakörpers der Zelle und 2. ein heller mit glänzenden Körnchen erfüllter Tropfen, bei dessen Bildung der Kern eine wesentliche Rolle spielt, ähnlich wie dies beim Schleim in den Schleimzellen der Fall ist. Durch diese doppelte Bethätigung der Zellen erhalten sie einerseits mit den Kolbenzellen, andererseits mit den Körnerzellen der Cyklostomen Ähnlichkeit und mögen auch in physiologischer Beziehung diese beiden Zellformen vertreten. Der Inhalt der grossen Körnchen enthaltenden Blasen stimmt in seinem optischen Verhalten sowie in seiner Färbung vollkommen mit dem Inhalt der Körnerzellen der Cyklostomen überein, während die homogene Substanz des Zellenleibs sich gänzlich mit der Masse der Kolbenzellen von Petromyzon in bestimmten Zuständen in Übereinstimmung befindet. Die Oberhaut vom Aal ist schon mehrfach geschildert worden (Leydig, F. E. Schulze u. A.).

Hautsinnesorgane finden sich beim Aal ebenso, wie bei den früher beschriebenen Formen als Sinnesplatten in den Kopf und Seitenkanälen. In der freien Haut angeordnet finden sich besonders Endknospen reichlich entwickelt und zwar zeigen sie sich auf den Körperschüppchen einzeln gestellt, sehr reichlich. Am Kopf bestehen Gruppenstellungen. Auch Endhügel sind hier reichlich ausgebildet. Sie bilden meist lineare Gruppen, wie bei Idus.

Perlorgane konnte ich nicht nachweisen.

Ausser den geschilderten einheimischen Süsswasserfischen untersuchte ich die Haut einiger pelagischer Fische. Leider standen mir von solchen nicht ganze Tiere zur Verfügung. Ich hatte nur von verschiedenen Formen kleine Stücke der Haut in gut konserviertem Zustande, die ich der Güte meines Freundes Dr. Seydel verdanke. Solche konnten naturgemäss nur für die Beurteilung der Epidermis verwendet werden, die Anordnung der Hautsinnesorgane und die Perlorgane konnte ich nicht daran studieren. Die Untersuchung des Baues der Epidermis war mir aus folgenden Gründen von Interesse: Wir sehen, dass bei Süsswasserfischen sehr verschiedenartige Schleimzellen in der Oberhaut ausgebildet sind. Es fragt sich nun, ob das Seewasser als umgebendes Medium hierauf keinen Einfluss ausübt. Es ist ferner die Frage, ob bei Seefischen der gleiche Reichtum an lymphatischen Zellen in der Oberhaut zu konstatieren ist, wie bei Süsswasserformen. Pelagische Teleostier.

Ich untersuchte unter anderem Zoarces vivipara und Clupea harengus

und fand, dass kein wesentlicher Unterschied zwischen Süss- und Seewasserfischen hinsichtlich der Ausbildung der Epidermis besteht. Schleimzellen sind nicht reichlicher ausgebildet als bei jenen. Kolbenzellen sind zuweilen vorhanden, bei einigen Formen fehlen sie. Auch hier beschränken sie sich stets auf die frei zu Tage tretende obere Schuppenfläche, ebenso, wie ich es bei der Barbe schilderte. Die beiden angeführten Formen zeigen hinsichtlich der Schuppenbildung Verschiedenheiten, wodurch auch die Epidermis beeinflusst wird. Clupea besitzt grosse Schuppen, welche auch Prominenzen der Epidermis hervorbringen und hier verhält sich denn auch die Oberhaut, wie ich es bei der Barbe genau schilderte. Zoarces besitzt sehr kleine Schuppen, über welche die Oberhaut wie beim Aal glatt hinwegzieht. Bei letzterer Form fehlen Kolbenzellen völlig, es sind nur Schleimzellen reichlich ausgebildet und diese zeigen verschiedene Grösse. Lymphatische Zellen finden sich ebenso verbreitet wie bei Süsswasserfischen.

Besprechung der Befunde bei Knochenfischen.

Die Oberhaut der Knochenfische wird beeinflusst durch das Bestehen knöcherner Koriumschuppen. Je nachdem dieselben Prominenzen an der Oberfläche bilden oder nicht, findet sich verschiedenes Verhalten.

Den Grundstock der Oberhaut bildet ein mehrschichtiges Epithel, dessen Zellen in den oberflächlichen Lagen verhornen. Die oberflächlichste Lage zeigt stets einen Kutikularsaum. Zwischen diesen Zellen sind Schleim- und Kolbenzellen eingelagert. Bei Formen mit kleinen Schuppen, über welche die Epidermis glatt wegzieht (Anguilla, Zoarces) ist die Oberhaut gleichartig gestaltet, die Schleim- und Kolbenzellen sind am Rumpf überall zwischen den kleinen Elementen zerstreut, nur am Kopf und auf den Flossen sind sie weniger ausgebildet, oder fehlen gänzlich.

Bei Formen, deren Schuppen auch Prominenzen der Oberhaut hervorbringen, ist die letztere ungleich ausgebildet. An den freien Oberflächen der Schuppen ist die Zahl der Zellenlagen am reichlichsten, an der Unterfläche und den bedeckten Teilen der Oberfläche ist eine geringere Schichtung ausgebildet. Was die Verteilung von Schleimzellen und lymphatischen Zellen betrifft, so

finden sich Schleimzellen überall zerstreut, am zahlreichsten aber sind sie in den Schuppentaschen und hier speziell auf den verdeckten Teil der oberen Schuppenfläche beschränkt. Lymphatische Elemente bilden in der Regel einen im Bereich der basalen Epidermiszellenlage angeordneten Plexus und setzen sich von hier auch zwischen die oberflächlichen Zellenlagen fort, wo sie allenthalben zerstreut liegen. Grössere Massen sind stets zwischen den Epidermiszellen in der Tiefe der Schuppentaschen vorhanden.

Fragt man nach der Bedeutung dieser Zellen in der Epidermis, so ist klar, dass man in Kolben- und Schleimzellen einzellige Drüsen vor sich hat, welche verschiedene Stoffe aus dem Körper entfernen. Dass die Schleimzellen sich in besonderer Reichlichkeit an den bedeckten Teilen der Schuppenoberfläche ausbilden, hat nichts Befremdendes. Dagegen ist die charakteristische ausschliessliche Ausbildung der Kolbenzellen auf dem frei zu Tage tretenden Teil der oberen Schuppenfläche zu erwägen. Warum bilden sie sich nicht wie alle übrigen Zellformen, auch in den Schuppentaschen aus? Ist dies etwa für ihre Abstossung hinderlich? Diese Elemente werden als ganze Gebilde, nachdem sie die Oberfläche erreicht haben, abgeworfen. Es ist nicht denkbar, dass der Stoff, der in diesen Zellen abgestossen wird, noch längere Zeit auf der freien Oberfläche verweilt, wie es das von den Schleimzellen gelieferte Exkret thut. Man braucht nur einmal das mikroskopische Bild gesehen zu haben, das eine solche Kolbenzelle an der freien Oberfläche darbietet, um sich davon zu überzeugen. Ich komme in betreff der Bedeutung dieser Zellen wieder auf das bei der Barbe Gesagte (pag. 67 und 68) zurück, dass sie an den schichtenreichen Teilen der Oberhaut eine stützende Bedeutung für die zarte Oberhaut darstellen. Man findet sie an Punkten, wo kein stärkeres Stratum corneum gebildet wird, das erst an den freien Rändern der Schuppen zur Ausbildung kommt. Eine solche Beschaffenheit der Oberhaut findet sich aber gerade auf der freien oberen Fläche der Schuppe, welche der einzige Punkt ist, wo solche Kolbenzellen gebildet werden.

Die Anordnung und Verteilung der Lymphzellen in der Oberhaut habe ich bei mehreren Formen genau geschildert. Es kommt ihnen offenbar eine verschiedene Bedeutung zu. Zunächst sind sie in einem intraepidermoidalen intercellulär verlaufenden Kanalsystem angeordnet. Hier sind es einfach ernährende Elemente, wie auch die mit diesen Zellen in den erwähnten Kanälen cirkulierende Flüssigkeit offenbar rein ernährende Bedeutung für die Oberhautelemente hat. Eine andere Aufgabe müssen die lymphatischen Zellen in den Schuppentaschen erfüllen, wo sie in so grossen Massen auftreten, dass sie ähnlich wie in dem ephitelialen Überzug der Tonsillen der Säugetiere, die epidermoidalen Zellen ganz verdrängen und kaum mehr erkennen lassen. Hier

werden grosse Massen dieser kleinen Zellen an die freie Oberfläche abgestossen. Man hat es hier wohl auch mit einem exkretorischen Vorgange bei der Elimination dieser Elemente zu thun.

Bei dem Verhornungsprozess der Knochenfische konnte ich von Eleidin- und Keratohyalinbildung nichts nachweisen. Die Zellenkörper nehmen vielmehr allmählich eine mattglänzende Beschaffenheit an, die in den beiden oberflächlichen Zellenlagen stark hervortritt und diese Zellen geben denn auch die typischen Hornreaktionen, sowohl bei Färbungen, als auch bei Behandlung mit starken Alkalien, wobei sie eine starke Resistenzfähigkeit erkennen lassen.

Pigmentbildung ist in den Oberhautzellen der von mir untersuchten Knochenfische nicht zu finden. Bei manchen Formen (Aal) treten intercellulär pigmentierte verästelte Zellen auf (F. E. Schulze), welche sich wie bei Amphibien in der Oberhaut fortbewegen.

Die Schleimbildung in allen Schleimzellen findet vom Kern aus statt, wie ich es bei Petromyzon (Pag. 42) schon schilderte. Das Exkret der Kolbenzellen wird am peripheren Plasma der Zellkörper gebildet. Dass diese beiden Vorgänge gar nichts miteinander zu thun haben, beweisen Zustände, wie sie von den grossen Kolbenzellen der Aal-Epidermis bekannt sind. Hier bestehen beide Arten von Exkreten in der gleichen Zelle nebeneinander.

Wie wir bei Knochenfischen als Integumentalorgane die Schuppen kennen gelernt haben, welche bei einigermassen starker Ausbildung auch den Bau der Oberhaut beeinflussen, so haben wir als Epidermoidalorgane die Hautsinnesorgane und Perlorgane zu unterscheiden.

Die Hautsinnesorgane kommen in drei Formen vor.

Stiftchenzellen fand ich nirgends bei ausgebildeten Fischen.

Man unterscheidet 1. Sinnesknospen, 2. Endhügel und 3. Sinnesplatten.

1. Die Sinnesknospen bestehen ausschliesslich aus gleichartigen Sinneszellen und zeigen bald in ihrer Oberfläche (nicht an der freien Epidermisoberfläche) Deckzellen differenziert, bald fehlen solche. Dieselben sind abgeplattete Epidermiszellen. Man hat sie deshalb nicht einfach als selbstverständliche durch den Druck, welchen die Elemente der Sinnesknospe auf die angrenzenden Epidermiszellen ausübt, zu betrachten, weil eine grosse Anzahl der Endknospen eben solche Deckzellen nicht besitzen.

2. Die Endhügel bestehen aus zweierlei Zellen, den centralen birnförmigen Sinneszellen und den peripheren fadenförmigen Stützzellen. Auch hier treten an der Peripherie der Gebilde in vielen, aber nicht in allen Fällen Deckzellen hinzu.

3. Die Endplatten sind flächenhaft ausgebreitete Endhügel. Sie bestehen wie diese aus birnförmigen Sinnes- und fadenförmigen Stützzellen, die regellos zwischen einander gelagert sind. An der Peripherie des scharf abgegrenzten kreisrunden oder ovalen Organes finden sich in der Regel mehrfache Lagen von abgeplatteten Zellen der angrenzenden Epidermis, welche man als Deckzellen bezeichnen kann.

In betreff der Nerven ist zu bemerken, dass spezifische Sinnesnerven stets zu den Sinneszellen aller dieser Organe treten und dass dieselben direkt in diese Zellen sich fortsetzen. Bei den Sinnesknospen findet sich ausserdem eine periphere Ausbreitung von sensiblen Nerven. Eine solche fehlt bei Endhügeln und Endplatten, wo abgesehen von den spezifischen Sinnesnerven, die zu den birnförmigen Zellen treten, sensible Nerven zwischen den Stützzellen in die Höhe treten.

Dass es sich in solchen Nervenfasern um sensible Nerven handelt, schliesse ich daraus, dass sie sich im Korium ablösen von Fasern, welche weiterhin in die indifferente Epidermis verlaufen, um sich intercellulär hier bis gegen die freie Oberfläche hin zu verzweigen.

Die Hautsinnesorgane sind auf dem ganzen Körper verbreitet, aber in sehr verschiedener Zahl vorhanden. Im allgemeinen stehen sie am Kopf am reichlichsten, sind auch in der vorderen Rumpfhälfte sehr zahlreich, nehmen gegen den Schwanz zu an Zahl ab. Bei manchen Formen finden sie sich an allen Körperschuppen, bei anderen fehlen sie auf vielen Schuppen. Man findet sie meist in Reihen und Gruppenanordnung. Man hat das Kopf- und Seitenkanalsystem zu unterscheiden von den an Kopf und Rumpf in der freien Oberhaut gelegenen Organen. Verbreitung.

Die Reihenanordnung ist durch den Verlauf von Nervenstämmen verursacht. Die Kopfkanäle werden vom Facialis, die Seitenkanäle vom Ram. later. vagi versorgt. In den Kanälen sind Sinneszellen angeordnet. Dass diese Organe embryonal ebenfalls in der freien Oberfläche liegen und erst später in die Tiefe sinken, ist von F. E. Schulze schon beschrieben worden, Leydig hat die Art und Weise dieses Prozesses bei Salmo salar unlängst geschildert.

Abgesehen von diesen tief gelagerten Organen finden sich am Kopf und Rumpf Knospen und Endhügel in der freien Oberfläche der Oberhaut. Solche zeigen sehr häufig eine lineare Gruppenanordnung auch am Kopf. Hier ist diese Anordnung nicht durch Schuppen verursacht, sondern durch die Innervation. Jede Organgruppe gehört einem Nervenästchen zu. Die Organe einer solchen Gruppe gehen durch Teilung aus einem Organ hervor. Dass die bei gewissen Formen (Idus) sehr wohl erkennbaren Gruppen der Organe am Kopf sich zu einer gleichmässig verbreiteten Anordnung auflösen und verbreiten können, habe ich

von der Barbe abgebildet. Dabei erkennt man aber an den Bartfäden doch stets auch hier wieder eine Gruppenstellung.

Am Rumpf liegen lineare oder auf einem kreisförmigen Bezirk verteilte Organgruppen auf den Schuppen. Hier spielen neben den Nerven somit auch die Koriumschuppen eine Rolle bei dieser Anordnung.

Dass die Gruppen sich verschieden darstellen, wurde oben ausgeführt. Ich mache hier speziell auf das Bestehen von drei Organen auf einer Schuppe der Barbe aufmerksam, die auch vielfach eine Vermehrung erkennen liessen, dadurch, dass eines oder das andere dieser Organe sich in eine grössere Anzahl solcher teilte.

An den Hautsinnesorganen lassen sich Rückbildungserscheinungen erkennen, die darauf hinweisen, dass ein solches Gebilde nur eine bestimmte Zeit lang besteht. Das findet sich besonders im Frühjahre und verhält sich insofern verschieden, als die Organe oft eine gänzliche Rückbildung erleiden, in vielen Fällen aber die Veranlassung zur Bildung anderer Organe bieten.

Perl-organe.

Solche sind die Perlorgane, welche nicht bei allen Knochenfischen beobachtet wurden. Sie sind von Leydig bei Cyprinoiden genauer beschrieben worden. L. hebt auch hervor, dass diese Hornzapfen mit ihrem Keimlager in die Lederhaut hineinwachsen können, wie z. B. bei Rhodeus amarus und einigen indischen Cyprinoiden.

Ich bin oben auf den Bau dieser Gebilde ebenfalls eingegangen. Bedeutsam für mich ist nur 1. deren Reihenanordnung am Kopf und deren Gruppenanordnung auf den Körperschuppen (z. B. bei Barbus, Idus, Phoxinus). Hierdurch treten sie in eigentümliche topographische Beziehung zu den in der freien Oberhaut gelegenen Hautsinnesorganen. Auf benachbarten Schuppen erkennt man an der entsprechenden Stelle der einen ein Perlorgan, auf der andern ein Hautsinnesorgan. Legt man eine mediane Längsachse durch eine Schuppe, sodass sie in zwei spiegelbildlich gleiche Hälften zerlegt wird, so liegt auf der einen Hälfte der Schuppe ein Perlorgan, an der entsprechenden Stelle der andern Hälfte findet man häufig ein Hautsinnesorgan. Diese Anordnung regte die Frage an, ob dieser unzweifelhaften topographischen Beziehung nicht eine genetische Verwandschaft zu Grunde liege. Meine Ausführungen bestätigen dies, insofern bei Rückbildungserscheinungen an Hautsinnesorganen Wucherungen der umgebenden Epidermiszellen auftreten, welche die Bildung eines Perlorgans vorbereiten. Hierdurch wird der zweite Punkt, auf welchen ich hier besonderes Gewicht lege, verständlich. Dieser betrifft das Fehlen von Sinnesnerven und Tastkörperchen unter dem Perlorgane. Das letztere bildet sich nicht aus Elementen eines Hautsinnesorganes, sondern aus den Epidermiszellen in dessen Umgebung. Seine Bildung

setzt also ein Zugrundegehen und eine Eliminierung der Sinnesorgane voraus und diese erstreckt sich auch auf den nervösen Apparat dieses Gebildes. So versteht man das Fehlen spezieller Nerven an den Perlorganen. Auf diese Punkte komme ich bei der Schlussvergleichung zurück.

Amphibien.

Wenn wir die Oberhaut der Amphibien untersuchen, so finden wir nicht nur bei Anuren und Urodelen im ausgebildeten Zustande bedeutsame Unterschiede, sondern wir sehen auch die Epidermis der Larven völlig verschieden von derjenigen des ausgebildeten Tieres gebaut.

Man pflegt die Oberhaut der Amphibienlarve mit derjenigen der Fische zu vergleichen, da sie dem Wasserleben entsprechend ausgebildet ist. Doch ist diese Ähnlichkeit kaum vorhanden: es fehlen fast alle für die Fischhaut so charakteristischen Zellformen. Die Oberhaut einer Amphibienlarve vor der Metamorphose besitzt nur sehr geringe Mächtigkeit, höchstens 3—4 Zellenlagen. Sie besteht aus indifferenten Epidermiszellen und bei Urodelenlarven sogenannten Leydigschen Zellen. Bei Anurenlarven sind Zellen mit fadigem Inhalt und mit Sekreträumen beschrieben worden (Leydig), über deren Beziehung zu Zellen in der Fischepidermis ich unten eingehen will. Die grossen Leydigschen Zellen der Urodelenhaut fehlen den Anuren völlig.

Becherzellenartige Schleimzellen, wie sie schon bei ganz jungen Fischen zahlreich auftreten, kommen in der Oberhaut der Amphibien nirgends zur Ausbildung. Dagegen finden sich reichlich pigmentierte verästelte Zellen, Chromatophoren in der Oberhaut, zwischen den Epidermiszellen sich ausdehnend. Lymphatische Elemente, welche in der Oberhaut der Fische eine so grosse Rolle spielen, sind nur äusserst spärlich vorhanden. Bei Knochenfischen von entsprechendem Alter fehlen die Leydigschen Zellen wieder ganz. Ferner ist bei Amphibienlarven vor der Metamorphose bereits eine Differenzierung der Oberhaut eingetreten, welche bei Fischen sich niemals ausbildet. Dies ist die Anlage von sehr zahlreichen komplizierten Drüsen, welche von der Oberhaut her in die Tiefe wuchernde Zellenkomplexe darstellen, die noch keine offenen Ausführgänge besitzen. Neben den in den Leydigschen Zellen bestehenden einzelligen Drüsen sind somit zum erstenmale komplizierte Organe als Drüsenanlagen entwickelt. Es sind demnach nur die indifferenten Epidermiszellen, welche insofern eine Ähn-

lichkeit mit dem Verhalten der gleichen Zellen bei gleichalterigen Fischen zeigen, als ihre oberflächlichste Lage nicht verhornt, sondern aus lebenden Zellen besteht, von welchen jede einen deutlichen Kutikularsaum trägt.

Die Oberhaut ausgewachsener Fische gleicht niemals der Oberhaut der Amphibienlarven und auch die Epidermis der Perennibranchiaten und Derotmen lässt sich nicht mit den Verhältnissen bei Fischen vergleichen.

Schon im Wasserleben sind alle jene Einrichtungen der Oberhaut in einfacher Weise vorbereitet, welche später bei dem Leben in der Luft stärker ausgebildet werden. Zwei wichtige Erscheinungen erfahren erst im Luftleben eine reichliche Entfaltung, ohne dass sie durch dasselbe als neu erworben betrachtet werden dürfen. Dies ist die Ausbildung komplizierter Drüsen und der Verhornungsprozess.

Die Hautdrüsen der Amphibien sind stets einfach alveoläre Drüsen, die teils einzeln zerstreut, teils in Gruppen zusammengelagert angeordnet sind. Sie sind ihrem Sekret nach äusserst mannigfaltig und dies kommt im verschiedenartigen Bau der Drüsenzellen zum Ausdruck. Sie sind stets mit einer einfachen Lage glatter Muskelzellen auf ihrer Oberfläche belegt.

Der Verhornungsprozess bildet sich an der ganzen Oberfläche des Körpers aus und zwar keineswegs nur bei Tieren, die mit einer Metamorphose zum Landleben übergehen, sondern auch bei jenen Formen, die zeitlebens mit der Kiemenatmung ein Wasserleben beibehalten.

Im allgemeinen sehen wir, dass die Verhornung der oberflächlichen Epidermislagen an der Dorsalfläche des Körpers sich reichlicher erweist, als an der ventralen Fläche. Es kommt ein vollkommen ausgebildetes Stratum corneum an der Oberhaut zur Ausbildung, das zuweilen nur aus einer oder zwei Zellenlagen besteht, häufig aber eine beträchtlichere Dicke bis zu 8—10 Zellenlagen erreicht. Bei einigen Gruppen der Amphibien kommen lokal stärkere Verhornungen vor, sodass kleine konische Hornzapfen entstehen. Diese treten unter verschiedenen Umständen auf. Bei einigen Gruppen z. B. den Bufonen bestehen sie immer und bei beiden Geschlechtern, bei anderen z. B. den Tritonen treten sie nur beim Männchen und nur zur Brunstzeit auf. Nachher verschwinden sie wieder. Wenn die Tiere lange auf dem Trocknen waren, tritt zwar eine ganz allgemeine Verdickung des Stratum corneum auf, aber zur Bildung jener Hornzapfen kommt es nicht. Daraus kann man schliessen, dass die Entwickelung jener Organe durch den Übergang zum Landleben nicht angeregt oder verstärkt wird. Diese Organe kommen vielmehr unter ganz anderen Einflüssen gerade während des Aufenthaltes im Wasser zur Ausbildung.

In der Oberhaut der Amphibien kommen Sinnesorgane vor, welche sich den

bei Fischen bestehenden in ihrem Bau und ihrer Verbreitung auf dem Körper anschliessen. Sie stellen Endhügel und Sinnesknospen dar. Bei allen Amphibienlarven sind sie ausgebildet. Wenn die Tiere das Wasserleben beibehalten, so bleiben auch diese Organe bestehen. Bei Formen aber, welche eine Metamorphose durchmachen und zum Landleben übergehen, sehen wir ein verschiedenes Verhalten. Bei vielen, z. B. unsern einheimischen Anuren und den Salamandern erleiden sie eine völlige Rückbildung. Bei gewissen ausländischen Formen aber, z. B. Dactylethra ferner bei Triton und Pleurodeles bleiben sie auch nach der Metamorphose bestehen. Bei den Tritonen, welche periodisch zum Wasserleben zurückkehren, finden wir charakteristische Umbildungen zur Zeit des Landaufenthaltes, welche sich in Tieflagerung der Sinnesorgane mit der Bildung eines Knospenfollikels zeigt. Zugleich tritt eine Pigmentierung und Verhornung der Stützzellen auf. Wenn die Tiere das Wasser wieder aufsuchen, nehmen die Organe wieder eine oberflächliche Lage ein, ihre central angeordneten Sinneszellen, welche auf dem Lande eine teilweise Rückbildung erlitten haben, entwickeln sich wieder mächtiger, während der Verhornungsprozess ebenso wie in der übrigen Epidermis zurückgeht. Nur die Hornzapfen entwickeln sich bei männlichen Individuen. — Es verdient noch hervorgehoben zu werden, dass bei alten Perennibranchiaten und Derotremen, besonders bei Cryptobranchus die zeitlebens bestehen bleibenden Hautsinnesorgane auch beim stetigen Leben im Wasser eine Tieflagerung einnehmen, ähnlich derjenigen, welche bei Tritonen während des Lebens auf dem Lande sich ausbildet.

Die Anordnung der Organe ist hier eine gleiche wie bei Fischen, insofern sie in Reihen auftreten, welche den Verlauf der Sinnesnerven und zwar des Facialis und Ramus lateralis vagi entsprechen.

In vielen Fällen bilden sich nicht Reihen einfacher Organe aus, sondern die Organe sind in Gruppen angeordnet und letztere folgen in Reihen dem Nervenverlaufe. Niemals mehr kommt es bei Amphibien zur Tieflagerung der Organe in Kanälen, wie sie bei Fischen in den Kopf- und Seitenkanälen bestehen, vielmehr sitzen sie stets in der freien Oberhaut.

Diesen Organen wandte ich meine ganze Aufmerksamkeit zu, weil eine Reihe von Befunden mich dazu drängten, in ihnen die Vorläufer der Säugetierhaare zu erblicken. Die erste Anregung zu dieser Auffassung boten mir allerdings die Bilder, welche ich von embryonalen Haaranlagen bei Säugetieren fand. Ich vermochte dieselben in keiner Weise mit den Anlagen von Integumentalorganen bei Sauropsiden in Beziehung zu bringen. Vielmehr zeigte die Haaranlage eine ausgesprochene Übereinstimmung mit der Anlage von Hautsinnesorganen von Fischen und Amphibien. Nun hat

man selbstverständlich den ersten Entwickelungsvorgängen allein keine allzu grosse Bedeutung beizumessen. Es sind hier Konvergenzerscheinungen und cenogenetische Vorgänge sehr naheliegend. Darum war mit der blossen Ähnlichkeit des ersten Entwickelungszustandes kein genügender Grund für die phylogenetische Gleichwertigkeit der Hautsinnesorgane und der Haare geboten. Da erkannte ich auf senkrechten Schnitten durch die Haut von Tritonen, welche lange auf dem Lande gelebt hatten, die Hautsinnesorgane in einem Zustande, welcher mir ganz klar zeigte, dass hier in einfachster Form alle Teile des Säugetierhaares vorgebildet waren, so dass eine Vergleichung bis ins Einzelne durchführbar erschien. Die von mir begründete Auffassung der Ableitung der Säugetierhaare von den Hautsinnesorganen niederer Wirbeltiere hat seither nur Widerspruch hervorgerufen. Einzelnen derartigen Äusserungen gegenüber habe ich bereits meine Stellung behaupten können. Da man nirgends auf die von mir gegebene Begründung eingegangen ist, und doch die Berechtigung der Deutung bestritt, so nehme ich Veranlassung, die diesbezüglichen Fragen weiter zu verfolgen und will im Vorliegenden eine genauere Ausarbeitung vorlegen, indem ich mir wohl bewusst bin, zu dem früher schon Ausgeführten nichts prinzipiell Neues hinzuzufügen, vielmehr nur die dort dargelegten Anschauungen breiter zu behandeln und durch möglichst viele Thatsachen weiter zu begründen. Vielleicht gelingt es mir dadurch den schon früher vorgetragenen Auffassungen weitere Geltung zu verschaffen.

Hier ist es zunächst die Aufgabe, die Epidermis der Amphibien in ihrer doppelten Beziehung, erstens nach unten zur Haut der Fische und zweitens nach oben zu den luftlebenden Sauropsiden und Säugetieren darzustellen. Dabei spielen die Hautsinnesorgane, die nur für das Wasserleben funktionstüchtig sind, eine grosse Rolle durch ihr Verhalten, wenn die Tiere zum Luftleben übergehen.

Die Epidermis der Anuren und Urodelen zeigt so wesentliche Verschiedenheiten, dass es geboten ist, dieselben ganz gesondert zu betrachten.

Rana temporaria Larve.

Anuren. 1. Larven. Rana temporaria: Die Oberhaut der Anurenlarven ist in jüngsten Stadien durch einschichtiges Epithel dargestellt, welches längs der dorsalen Kante und ebenso längs der Seitenlinie aus kubischen, im übrigen aus platten Zellen besteht. Am meisten abgeplattet erscheinen die Zellen auf der ventralen Rumpfhälfte, wo das dotterzellenreiche voluminöse Darmrohr die ganze Oberhaut in grösserer Spannung erhält. Schon bei 3 mm langen Larven wird die Oberhaut zweischichtig und es zeigt sich dann eine tiefe und eine oberflächliche Lage kubischer Zellen. Ich habe Abbildungen gegeben, welche den zweischichtigen Zustand der Oberhaut in verschiedenen Altersstadien der Kaulquappen wiedergeben. Sie sind alle Objekten entnommen, welche mit

Chromosmium-Essigsäure konserviert waren. Im jüngsten Stadium, welches Kaulquappen von 3 mm Länge entstammt (Taf. V, Fig. 1) zeigen sich die beiden Zellschichten in der Weise verschieden, dass die tiefe Lage aus grossen platten Elementen besteht, welche kugelige oder ovale Kerne besitzen. Die oberflächliche Lage ist aus mächtig grossen kubischen Zellen zusammengesetzt, welche besonders durch die Grösse des Plasmakörpers ausgezeichnet sind. Alle diese Zellen sind mit Dotterblättchen dicht erfüllt. Die oberflächliche Lage besitzt einen dicken Kutikularsaum, an welchem zwei Schichten zu unterscheiden sind: eine tiefe dickere, welche mattglänzend ist und eine feine senkrechte Strichelung erkennen lässt, veranlasst durch feine Porenkanälchen. Auf diesem tiefen Teil sitzt noch eine feine homogene Kutikula auf, die sehr stark lichtbrechend ist und keinerlei Porenkanälchen oder sonstige Struktur erkennen lässt. An der ventralen Rumpfhälfte besteht die Epidermis auch jetzt noch aus platten Zellen. Ich finde dann, dass bei etwas älteren Larven, welche die äusseren Kiemen ausgebildet zeigen (Fig. 2) die Dotterblättchen im Oberhautepithel abnehmen. Die Zellen der basalen Lage haben sich beträchtlich vermehrt, sie stellen kleine Elemente mit sehr grossen kugeligen Kernen dar. Die Zellen der oberflächlichen Schicht sind abgeplattet, auch ihre Kerne zeigen dies in ihrer ovalen Form. Sie besitzen noch ebensolchen Kutikularsaum wie im vorigen Stadium. Aus diesem Befund ergibt sich in Vergleichung mit dem ersten Stadium, dass die Zellen der basalen Schicht sich mit dem Gesamtwachstum der Larve sehr reichlich vermehrt haben, während dies bei den Zellen der oberflächlichen Lage nicht in dem Masse der Fall ist; darum ist ihre grosskubische Form unter der Spannung des wachsenden Organismus in eine platte übergegangen. Wenn sich dann die inneren Kiemen ausbilden, sehen wir dies noch weitergehend entwickelt (Taf. V, Fig. 3). Die Dotterblättchen in den Zellen sind verschwunden. Die Zellen der basalen Schicht besitzen sehr grosse querovale Kerne, die dicht zusammenliegen, da die Plasmakörper klein sind. Die Zellen sind noch alle gleichartig. Die Zellen der oberflächlichen Lage sind grösser geworden, sie bilden platte Elemente mit ovalem Kern und sind mit wohlausgebildetem Kutikularsaum versehen, der die oben angeführten beiden Teile unterscheiden lässt.

Die oberflächlichen Zellen sind mit feinkörnigem schwarzem Pigment reichlich erfüllt. Da in diesem Stadium unter der Epidermis so wenig wie zwischen ihren Elementen Chromatophoren nachweisbar sind, so ergibt sich, dass das Pigment hier im Inneren der Epidermiszellen von diesen selbst gebildet worden sein muss. Es mag seine Entstehung zusammenhängen mit dem Verbrauch der Dotterplättchen, allein es findet dieser Verbrauch ebenso in den Zellen der basalen Epidermisschicht statt, ohne dass in diesen Pigment nach-

weisbar ist, es müssen für das Auftreten von Farbstoffkörnchen in den Zellen demnach noch andere Faktoren wirken.

Bei etwas älteren Larven, bei welchen eben die hinteren Extremitäten als kleine Höckerchen äusserlich sichtbar sind, finde ich (Taf. V, Fig. 4) die Zellen beider Lagen verändert. Die basale Schicht zeigt sehr grosse Elemente mit grossen ovalen Kernen. Die Plasmakörper sind meist klein und haben feinkörnige Struktur, dazwischen treten aber allenthalben zerstreut grössere Zellen auf, deren Körper in vielen Fällen ebenfalls aus feinkörnigem Plasma besteht. Viele solcher grossen Zellen besitzen aber einen glashellen Plasmakörper und gleichen dann wohl den Leydigschen Zellen der Urodelenlarven. Solche Zellen finden sich auch zerstreut zwischen den Elementen der oberflächlichen Schicht, die aber im wesentlichen aus kubischen Zellen besteht. Der Kutikularsaum ist ebenso entwickelt wie in jüngeren Stadien.

In diesen vier Stadien, welche die Oberhaut stets zweischichtig erscheinen lassen, sehen wir verschiedene Verhältnisse an den Elementen beider Lagen auftreten, welche auf ungleiche Vermehrung der Zellen im Verhältnis zum Gesamtwachstum des Organismus zu beziehen sind. Die Zellen der basalen Lage liessen eine gleichmässige Mengen- und Grössenzunahme der Zellen erkennen, während die oberflächliche Lage wechselnde Befunde darbot.

Schon im zweischichtigen Stadium trat eine Differenzierung auf, welche in beiden Lagen einzelne grössere Zellen hervortreten liess, die ich den Leydigschen Zellen der Urodelenlarven verglich. Ob sie Drüsenzellen darstellen, muss zunächst dahingestellt bleiben, jedenfalls bilden sie in ihrem Plasmakörper einen glashellen Stoff, welcher an Schleim erinnert. Es sprechen keine Thatsachen dafür, dass er nach aussen abgegeben wird. Die Zellen der basalen Lage reichen nicht zur freien Oberfläche und die Zellen der oberflächlichen Schicht besitzen, auch wenn sie einen glashellen Zellkörper haben, stets einen deutlichen geschlossenen Kutikularsaum.

Aus dieser zweischichtigen Epidermis entwickelt sich der bekannte mehrschichtige Zustand in charakteristischer Weise. Die Anregung dies zu verfolgen, erhielt ich durch eigentümliche Bilder, welche ich in der Haut erwachsener Anuren auf senkrechten Schnitten erhielt. Ehe ich in der Schilderung der Weiterentwickelung fortfahre, will ich diesen Befund kurz schildern.

Rana, erwachsen glatte Muskelzellen.

In der Oberhaut der Anuren, sowohl bei Rana als bei Bufo und Hyla fand ich Verhältnisse, welche, wie ich glaube, noch nicht bekannt und in ihrer offenbar weitgehend wichtigen Bedeutung noch nicht gewürdigt sind. Auf senkrechten Schnitten durch die Haut einer Rana esculenta ebenso wie temporaria fand ich eigentümliche Stellen der Oberhaut, wo dieselbe nicht die gewöhnliche

Schichtung erkennen liess, sondern ganz circumscript modifiziert war, sodass ich zuerst Sinnesorgane vor mir zu sehen glaubte. Solche Stellen zeigten sich an der Haut des Rückens ungemein zahlreich, sie waren überall zerstreut und in geringen Abständen von einander. An einem solchen Punkte zeigt sich Folgendes:

Die oberflächlichste Zellenlage als Strat. corneum aus platten verhornten Zellen mit noch deutlich tingiblem Kern bestehend, zieht kontinuierlich über die Stelle weg, ist aber in deren Centrum grübchenförmig in die Tiefe gezogen. (Taf. VI, Fig. 1 und 2 x).

Unter dem Strat. corneum folgt noch eine Lage platter Zellen, diese stehen an dem bezeichneten Punkte in Verbindung mit langen faserartig ausgezogenen Epidermiszellen, welche in das unter der Epidermis gelegene Bindegewebe direkt hineinragen. Solcher Zellen finden sich auf einem Schnitt 2—8. Nicht alle diese Zellen sind gleich stark in die Länge gezogen. Zuweilen findet sich ein oder die andere rundliche Epidermiszelle zwischen jenen Elementen. Der Bezirk dieser faserartig ausgezogenen Epidermiszellen ist scharf begrenzt und es schliessen sich unmittelbar an diese Zellen die gewöhnlichen Oberhautzellen in ihrer bekannten Schichtung an. Eine abgrenzende Basalmembran fehlt an dieser Stelle, die Epidermiszellen erstrecken sich spitz ausgezogen in das Korium hinein und hier schliessen sich ihnen ähnliche lange Faserzellen an, welche zu einem Bündel vereinigt bald senkrecht, bald in leicht schräger Richtung durch das straffe Korium hindurch treten und mit dem unter letzterem liegenden faserigen Bindegewebe in Verbindung stehen (Taf. VI, Fig. 1 und 2 m).

An der Lederhaut haben wir bekanntlich hier zwei verschiedene Schichten zu unterscheiden. Direkt unter der Epidermis liegt eine aus lockerem faserigen und zellenreichem Gewebe bestehende oberflächliche Schicht, in welcher Chromatophoren verschiedener Art angeordnet sind und in welchem ferner die Auflösung der feinsten Blutgefässe in das Kapillarnetz der Haut stattfindet. Von dieser oberflächlichen Lage scharf abgegrenzt ist darunter ein festes derbes Korium ausgebildet, welches aus Lamellen besteht. Diese Lamellen sind aus feinen Faserbündeln von Bindegewebsfibrillen zusammengesetzt und die Bündel in jeder Lamelle sind unter einander parallel, in benachbarten Lamellen aber immer rechtwinklig gekreuzt verlaufend. Unter diesem derben Korium folgt dann wieder eine Lage lockeren Bindegewebes, welches die grösseren Blutgefässverästelungen enthält. Letztere lassen kleine Aestchen das derbe Korium senkrecht durchsetzen und gelangen so in die oberflächliche Gewebsschicht der Lederhaut. Ausser Blutgefässen treten nun aber auch jene oben angeführten Faserzellenbündel senkrecht durch die derbe lamellöse Faserhaut des Korium

und setzen sich direkt mit der Epidermis in der oben ausgeführten Weise in Verbindung. Was sind dies für Zellenbündel, wo stammen sie her und welche Bedeutung haben sie morphologisch und physiologisch?

Die Natur der Zellen ist aus ihrem Bau und aus der Art ihrer Zusammenlagerung leicht festzustellen. Ihr Zellkörper ist sehr lang, spindelförmig, an beiden Enden spitz ausgezogen, er zeigt eine fast homogene Beschaffenheit, etwas stärker lichtbrechend, als die Bindegewebsfibrillen und ist blassrötlich gefärbt. Der Kern einer jeden Zelle liegt central und ist lang stäbchenförmig, an beiden Enden abgerundet. Er zeigt häufig Chromatinbrocken in seinem Inneren. Diese Zellen sind unmittelbar dicht zusammengeschlossen, mit ihren spitzen Enden zwischen einander geschoben. Sie verlieren sich in der Tiefe in dem Bindegewebe der Lederhaut, während sie oberflächlich in die Epidermis übergehen. Die Beziehungen zu letzterer sind derart, dass die Epidermiszellen ohne Grenze in diese Zellen übergehen, und zwar die Zellen der tiefen Lagen, während an der Oberfläche die Lage verhornter Zellen über diesen Bezirk ohne Unterbrechung fortzieht. Ihrem Bau und ihrer Zusammenlagerung nach, kann es sich hier nur um Bündel glatter Muskelzellen handeln. Dies zeigt ausserdem die Einziehung der Epidermisoberfläche an der Stelle, wo diese Zellen in sie hinein sich erstrecken und andrerseits kommt es auch an der tiefsten Schicht des Korium zum Ausdruck, welche durch das Bündel in die Höhe gezogen erscheint.

Die physiologische Bedeutung dieser Einrichtung muss eine sehr vielseitig auf die Haut wirkende sein.

Bei Kontraktion dieser Muskelbündel wird der derb-lamellöse Teil des Korium fest gegen die Epidermis gepresst und dies kann sich auf grössere Hautbezirke erstrecken, weil die beschriebenen Muskelbündel sehr nahe bei einander liegen und sehr zahlreich sind. Dadurch wird ein sehr grosser Druck ausgeübt auf alle Teile, welche in der lockeren Bindegewebsschicht zwischen Oberhaut und lamellösem Korium liegen. Dies sind vor allem dreierlei Organe: 1. die Hautdrüsen, 2. die Blutkapillaren und 3. die Chromatophoren.

Die Hautdrüsen der Amphibien besitzen bekanntlich einen einfachen Belag glatter Muskelzellen an ihrer ganzen Oberfläche und dieser mag für die normale langsame Entleerung des Sekrets wohl genügen. Seine Wirkung muss aber erheblich unterstützt werden durch den beschriebenen Muskelapparat, der mit den Drüsen direkt nichts zu thun hat. Man findet diese Muskelzellbündel aber überall zwischen den Drüsen in der oben geschilderten Weise. Es mag die Kontraktion bei der raschen spritzenden Entleerung der Drüse eine Rolle spielen, die wohl nicht allein durch Kontraktionen der gesamten Rumpfmuskulatur erfolgen kann.

Durch den komprimierenden Einfluss auf die Blutkapillaren der Haut besitzt der beschriebene muskulöse Apparat eine sehr vielseitige Bedeutung. Wie er die Ernährung der Oberhaut reguliert, wird er auch die Intensität der vitalen Vorgänge dieses Organes im weitesten Sinne beeinflussen, z. B. auch die Intensität des Verhornungsprozesses. Er wird hier ferner für die Regulierung der Körpertemperatur von Bedeutung sein.

Eine Beeinflussung der Chromatophoren muss ebenfalls bestehen und hierdurch erhält dieser Apparat Bedeutung für den ausgesprochenen Farbenwechsel, welche bei diesen Tieren plötzlich oder allmählich auftreten.

Am schwierigsten zu beantworten, morphologisch aber von der grössten Bedeutung, ist die Frage nach der Herkunft dieser Muskelzellen.

Die eigentümliche Art ihrer Beziehung zum Oberhautepithel weist darauf hin, dass diese Einrichtung ontogenetisch sehr frühzeitig auftritt. Dass sie mit der Bildung der Lederhaut gleichzeitig sich entwickeln muss, ergiebt die Thatsache, dass die Muskelzellen durch das lamellöse Korium hindurch verlaufen. Die Untersuchung früherer Stadien hat denn auch eigentümliche Befunde erkennen lassen.

Fortsetzung der Entwickelung.

Ich habe schon junge Stadien der Epidermis geschildert und dabei von der Lederhaut abgesehen. Wenn ich dies hier nachhole, so finde ich im jüngsten der geschilderten Stadien, dass eine Anlage der Lederhaut überhaupt noch fehlt. Die Kutislamelle des Urwirbels sowie das Hautfaserblatt der Parietalplatten sind noch ganz geschlossene Lamellen und zwischen ihnen und dem aus zwei Zellenlagen bestehenden Ektoderm besteht nur ein feiner Spaltraum; Zellen sind dazwischen nicht nachweissbar.

In dem zweiten Stadium beginnt die Auflösung der Kutislamelle des Urwirbels und die Ablösung sternförmig verästelter Zellen aus den Parietalplatten. Diese Zellen zeigen aber noch keine erkennbare Beziehung zum Ektoderm.

Erst im dritten Stadium findet man, dass grosse flach ausgebreitete Zellen mit verästelten Fortsätzen sich der Basalfläche des Ektoderms anlagern, aber vereinzelt. Sie bilden noch keine einheitliche Lage, auch ist noch keine Spur einer Stützlamelle unter dem Ektoderm nachweisbar.

Erst im vierten Stadium tritt eine solche auf in Form einer feinen, aber deutlich doppelt kontourierten Lamelle, welche ganz homogen erscheint. Dieselbe schliesst sich fest der Basalfläche des Ektoderm an und an ihrer dem Ektoderm abgewandten Fläche erscheinen ihr grosse Zellplatten mit scheibenförmig abgeplattetem Kern angelagert (Taf. V, Fig. 4).

Schon in diesem Stadium sieht man feinste Fortsätze der basalen Ekto-

dermzellen in die homogene Koriumlamelle eindringen und man kann darin den Ausdruck der Beteiligung des Ektoderms an der Bildung dieser Lamelle erblicken.

Betrachten wir die Epidermiszellen der basalen Lage genauer, so sind hier zwei Formen von Zellen zu unterscheiden:

Die meisten Zellen stellen grosse kubische Gebilde mit körnigem Plasma und kugeligem Kern dar. Sie besitzen auch eine grosse quadratische basale Fläche. Diese sitzt auf der unterliegenden Koriumanlage auf und zeigt keinerlei Fortsätze in dieselbe eintretend, die Grenze zwischen Epidermis und Korium erscheint unter diesen Zellen ganz scharf.

Zwischen solchen kubischen Zellen in geringen Abständen von einander allenthalben zerstreut ist eine zweite Zellenform nachweisbar, welche die gleiche Grösse wie die erstgeschilderte Art besitzt. Sie unterscheidet sich von dieser aber durch die Form, die Beschaffenheit des Plasmakörpers und die Beziehung zur Koriumanlage. Die Form ist birnförmig, der Stiel der Birne ist gegen das Korium gerichtet. Der Plasmakörper hat glashelle Beschaffenheit. Der grosse kugelige Kern ist central gelagert. Am bedeutsamsten erscheint mir die Beziehung dieser Zelle zum Korium, die sich in der Art darstellt, dass der Stiel der birnförmigen Zelle, ein sich allmählich verjüngender Plasmafaden durch die Koriumanlage durchdringt. Unter dem Korium konnte ich dieses Gebilde nicht weiter verfolgen. Zwei Fragen sind nach diesem Befund von Interesse: 1. Nehmen die kubischen basalen Epidermiszellen nicht Teil an der Bildung des Korium und 2. welche Bedeutung haben die birnförmigen Zellen und ihr durch das Korium reichender Fortsatz?

Die erste Frage, ob das Korium als ein Abscheidungsprodukt an der basalen Fläche der Epidermis von deren Zellen selbst geliefert wird, erhält Berechtigung durch das Verhalten der birnförmigen Zellen. Beide Fragen sind an diesem Stadium nicht zu entscheiden. Nur zwei Thatsachen sind noch anzuführen. Es gelingt durch verschiedene Doppelfärbungen nicht, an der Koriumanlage zweierlei Schichten zu unterscheiden, die etwa eine Entstehung derselben von zwei Seiten nachweisen liesen, allein die Lederhaut ist doch nicht ganz gleichartig, sondern dicht unter der Epidermis ist sie homogen und dunkler gefärbt, während die tieferen Schichten blasser gefärbt sind und fibrilläre Struktur erkennen lassen, sodass die tieferen Lagen offenbar die älteren, die oberflächlichen die zuletzt gebildeten Teile des Korium sind. Die zweite Thatsache ist die, dass nirgends ein Zusammenhang des Stiels birnförmiger Zellen mit Nervenfasern nachweisbar ist. Mit den Anlagen der Hautsinnesorgane haben diese

Zellen ebenfalls nichts zu thun, da jene in diesem Stadium schon aus einer Gruppe von Zellen bestehend, deutliche Knospen- oder Pfeilerform besitzen.

Wenn wir bei Kaulquappen älterer Stadien das Verhalten der Lederhaut betrachten, so sehen wir, dass dieselbe an Dicke zunimmt und eine deutliche fibrilläre Struktur erkennen lässt, ohne dass noch Zellen in ihr nachweisbar sind. Die Fibrillen schliessen sich ganz unmittelbar an die Basalfläche der Epidermis an und in der Tiefe sind ihr die einfachen grossen Zellplatten angelagert. Die Epidermis ist indessen dreischichtig geworden. Zwischen ihrer basalen und oberflächlichen Lage ist eine intermediäre Zellenlage entstanden, aus ebensolchen leicht abgeplatteten Zellen bestehend, wie die oberflächliche Lage, während die Zellen der basalen Lage kubisch sind. Die intermediäre Lage ist nicht so kontinuierlich, wie die beiden andern Lagen, sie ist vielfach unterbrochen, sodass allenthalben noch zwei Lagen die Epidermis zusammensetzen. Dies weisst darauf hin, dass die Zwischenschicht allmählich zur Ausbildung kommt, zuerst treten nur hie und da vereinzelte Zellen zwischen der tiefen und oberflächlichen Lage auf, die sich dann rasch vermehren und allmählich eine ununterbrochene Schicht bilden.

Von Interesse erscheint noch die Bildung von Pigment, die lange nachdem die Dotterblättchen in den Epidermiszellen aufgezehrt sind, sich einstellt und daher grundverschieden ist von jener vorübergehend in den Zellen auftretenden Pigmentbildung, die zur Zeit der Dotterresorption auffallender Weise nur in der oberflächlichen Zellenlage zu Stande kommt.

Bei älteren Kaulquappen fand ich, dass in der Epidermis zerstreut einzelne Zellen derselben sich so dicht mit feinen schwarzen Pigmentkörnchen füllen, dass sie wie schwarze Klumpen in der Epidermis erscheinen. Dass diese Zellen wirklich Epidermiszellen sind, erhellt aus Anordnung und Form. Sie liegen teils in der basalen, teils in der oberflächlichen Zellenschicht eingelagert, haben die gleiche Form, wie die benachbarten Epidermiszellen, die gleiche Kernform, und die Zellen der oberflächlichen Lage haben auch einen Kutikularsaum, gerade wie die angrenzenden unpigmentierten Elemente. Sobald die intermediäre Zellenlage der Epidermis sich bildet, ist diese die bevorzugte Stätte der pigmentierten Epidermiszellen. Dabei ist zu beachten, dass im Korium und darunter überhaupt noch keine Chromatophoren nachweisbar sind. Die ersten Pigmentzellen treten demnach sicher in der Epidermis auf und sind echte Epithelzellen. Von Interesse erscheint ferner, dass diese Zellen nicht immer die abgeschlossene kubische Form der Epidermiszellen zeigen, sondern hie und da fand ich, dass eine solche Zelle im allgemeinen zwar kubisch war, aber einen oder zwei kurze spitze Fortsätze besass, welche eine

kleine Strecke weit zwischen die benachbarten Zellen einragten. Dies trat sowohl an den pigmentierten Zellen der basalen als auch der oberflächlichen Epidermislage auf und bei letzteren bestand dabei immer an der freien Oberfläche ein deutlicher glasheller Kutikularsaum. Auf diesen lege ich einen sehr grossen Wert, da sein Vorhandensein die epitheliale Natur solcher Pigmentzellen ganz unwiderleglich beweist. Die Zellen der intermediären Schicht sind teils pigmentiert, teils pigmentfrei. An ersteren kann man in der Regel kurze mehrfache Fortsätze nachweisen. Wenn der Gedanke sich aufdrängt, dass man es hier mit Wanderzellen zu thun habe, welche aus dem unterliegenden Bindegewebe in die Epidermis eingetreten sind, so braucht man nur das Gewebe der Lederhaut zu untersuchen, um diese Auffassung zu widerlegen. Dasselbe reicht als geschlossene fibrilläre Schicht bis unmittelbar an die Epidermis heran, und es sind nirgends darin pigmentierte Zellen nachweissbar. Man könnte nun annehmen, die Zellen treten unpigmentiert in die Epidermis ein und bilden erst innerhalb derselben Pigment aus. Auch dies widerlegt sich, wenn man das Korium auf seinen Zellengehalt untersucht. In dem letzteren finden sich nur ganz vereinzelte Zellen, welche grosse abgeplattete, parallel zur Hautfläche angeordnete Kerne besitzen. Deutet einerseits nichts auf ein Eindringen dieser Elemente in die Oberhaut hin, so ist auch andererseits der Bau der Koriumzellen und der intraepidermoidalen Pigmentzellen so verschieden, dass eine Ableitung dieser von jenen sich ohne Weiteres zurückweisen lässt.

Die im Korium nachweisbaren Zellen treten allmählich auf, und zwar sind zuerst solche in den tiefsten Schichten der noch dünnen Lederhaut zu erkennen. Gegen die Epidermis zu besteht noch eine Schicht des Korium, die vollkommen zellenfrei ist. Dieselbe zeigt bei mittelgrossen Kaulquappen häufig noch eine homogene Beschaffenheit und ist dunkler gefärbt als die tiefen Schichten, welche fibrilläre Struktur besitzen und Zellen enthalten. Dies weist darauf hin, dass an der Basis der Epidermis eine fortwährende Neubildung von Koriumsubstanz stattfindet, die, wenn man sie von Zellen ableitet, was wohl das einzig Verständliche ist, nur von den basalen Epidermiszellen gebildet sein kann. Es wird dies durch ein etwas älteres Stadium bestätigt.

Ich nehme hierzu die grösste Kaulquappe vor, welche die Hinterextremitäten nur als kleine Höckerchen erkennen lässt. Hier finden sich in betreff der Oberhaut und des Korium sehr interessante Verhältnisse.

An der ganzen Bauchfläche bestehen noch einfache Zustände. Die Oberhaut ist an vielen Punkten dreischichtig, an wenigen noch zweischichtig, vereinzelt sind auch bereits Stellen nachweisbar, wo die Oberhaut aus vier und mehr Schichten besteht. Im allgemeinen besteht die basale Lage aus grossen

kolbenförmigen Zellen, welche mit breiter Basis dem Korium aufsitzen (Taf. V, Fig. 5). Von ihrer basalen Fläche aus erstrecken sich äusserst zahlreiche, feinste kurze Fortsätze in die oberflächlichste Schicht der Kutis hinein. Diese Zellen haben alle einen glashellen Plasmakörper, in dessen Innerem sich ein oder mehrere spiralig oder unregelmässig gewundene Fäden erkennen lassen. Diese haben meist ein leicht knopfförmig verdicktes Ende. Sie besitzen in ihrem gegen die freie Oberfläche gerichteten kolbigen Ende einen sehr grossen kugeligen Kern. An diese Zellen schliesst sich an einigen Punkten eine einzige oberflächliche Zellenlage an, welche aus kubischen oder leicht abgeplatteten Elementen besteht. Dieselben sind alle mit einem deutlichen Kutikularsaum versehen.

An andern Stellen ist die basale Zellenlage unregelmässig, so dass zwischen den grossen Kolbenzellen kleinere Zellen übereinander liegen, die offenbar durch Teilung aus den Kolbenzellen hervorgegangen sind. Viele von den letzteren haben sich noch nicht geteilt und sind unverändert vorhanden. Dadurch bekommt die Oberhaut ein sehr eigentümlich unregelmässiges Aussehen.

An wieder anderen Stellen sieht man gar keine Kolbenzellen mehr, sondern eine dreischichtige Oberhaut, wobei die zwei tiefen Lagen durch allgemein gewordene Teilung aus den Kolbenzellen hervorgingen. Betrachtet man die Oberhaut gegen die Rückenfläche zu, etwa in der Nackengegend des Tieres, so findet man Stellen, an welchen die Teilungsvorgänge in den tiefen Zellenlagen noch weiter gegangen sind. Hier ist nur die oberflächlichste Zellenlage eine regelmässige Schicht mit Kutikularsaum. Darunter liegen unregelmässig rundliche Zellen reichlich übereinander geschichtet. Die basale Schicht ist nicht einheitlich oder gleichartig, sondern ebenfalls unregelmässig und die Basalfläche der Epidermis ist zunächst noch glatt und grenzt unmittelbar an die fibrilläre straffe Lederhaut, in welche auch die Zellen der Oberhaut noch die feinen Fortsätze senden.

Gehen wir noch weiter dorsalwärts, so kommen wir an die Gegend, wo die mächtigen Hautdrüsen sich schon entwickelt haben und hier findet man die Epidermis von der fibrillären straffen Lederhaut abgedrängt und zwischen letzterer und der basalen Fläche der Epidermis tritt zum ersten Male eine neue Schicht auf, welche allmählich sich später um den ganzen Körper ausdehnt, so dass nirgends mehr die Epidermis direkt auf dem straffen Korium aufsitzt. Die Bildung dieser unmittelbar unter der Epidermis gelegenen Schicht ist ein sehr komplizierter Vorgang, den man in dem vorliegenden Stadium mit voller Deutlichkeit verfolgen kann (Taf. V, Fig. 6 und 7).

Da mir diese Differenzierung von sehr grosser Bedeutung für die

Schichtenbildung der ganzen Lederhaut erscheint und die Epidermis dabei eine sehr bedeutsame Rolle spielt, will ich in Folgendem näher darauf eingehen. Wir sahen im Vorhergehenden die Oberhaut allmählich eine mehrschichtige Beschaffenheit annehmen und zwar dadurch, dass die Zellen der basalen Schicht, welche zuvor eine mächtige Grösse erreicht hatten, und eigentümliche fadenartige Bildungen in ihrem Plasmakörper entwickelt hatten, sich mehrfach teilten. Die oberflächliche Schicht bleibt im wesentlichen unverändert. Die basale Lage ist die Matrix für die mannigfaltigsten Teile, wie sich aus dem Folgenden ergiebt. Ihre Zellen haben in dem eigentümlichen Zustand, den ich schon beschrieben habe, nur sehr kurzen Bestand und sie sind darum auch nicht mit Zellen niederer Wirbeltiere ohne Weiteres zu vergleichen. Sie besitzen sehr viel Ähnlichkeit mit den Kolbenzellen in der Oberhaut von Ammocötes, die einerseits durch ihre Form, andererseits durch die Bildung jenes spiraligen Fadens in ihrem Zellkörper zum Ausdruck kommt. Eine Vergleichung mit jenen Kolbenzellen verbietet sich aber erstens dadurch, dass hier alle Zellen der basalen Schicht diese Ausbildung erfahren, während bei Ammocötes dies nur einzelnen zerstreut angeordneten Zellen widerfährt; ferner sehen wir, dass bei Ammocötes die so differenzierten Zellen auch nach der eingeschlagenen Richtung sich weiter ausbilden und zu den grossen Kolbenzellen der Petromyzonten heranwachsen, indem der Spiralfaden sehr stark an Masse zunimmt und schliesslich eine homogene Mantelschicht der Zellkörper hervorgehen lässt, während bei Kaulquappen diese Zellen in der eigentümlichen Form nur ganz kurze Zeit bestehen. Mit den intensiven Teilungsvorgängen, welche an ihnen auftreten, verschwindet der spiralige Faden im Zellkörper und kommt auch später nie mehr in irgendwelchen Epidermiszellen zum Vorschein. Leydig hat diese Zellen bei Pelobates- und anderen Anurenlarven schon beschrieben.

Die früher geschilderten Zellen der basalen Epidermislage sind hier nun wieder zu berücksichtigen. Ich erinnere daran, dass ich dort zwei Formen von Zellen schilderte. Die eine bestand aus kubischen Zellen mit körnigem Plasmakörper, die andere Form, die zuerst nur spärlich auftrat, hatte birnförmige Gestalt und der Stiel der Birne erstreckte sich durch das unterliegende Korium hindurch. Der Zellkörper dieser Gebilde war glashell und es trat schon die Andeutung eines Spiralfadens in demselben auf. Diese Zellen waren die zuerst auftretenden Spiralfadenzellen, das Verhalten ihres Plasmakörpers entwickelt sich in gleicher Weise allmählich an allen Zellen der basalen Zellenschicht, auch an denjenigen, die immer mit breiter Basis dem Korium aufsitzen. Dadurch fallen später die birnförmigen Zellen nicht mehr so sehr in die Augen wie vorher. Ihre eigentümliche Beziehung zu dem Korium kommt aber wieder sehr

bedeutungsvoll zur Geltung zur Zeit, wenn sich die lockere Koriumschicht unmittelbar unter der Epidermis bildet. Dies findet sich schon bei älteren Kaulquappen an gewissen Punkten der Körperoberfläche, wie oben gesagt da, wo die ersten Hautdrüsen sich entwickeln. Die Bezirke liegen in der Nackengegend der Kaulquappe in paariger Anordnung und verlaufen nach hinten konvergierend gegen die Schwanzwurzel. Auf dem Querschnitt durch den ganzen Körper erscheinen diese Bezirke als zwei dorsale Wülste, die sich gegen die dorsale Mittellinie sowohl, als auch ventralwärts allmählich abflachen und in die Kutisbezirke sich fortsetzen, an welchen die Oberhaut direkt dem straffen fibrillären Korium aufsitzt. Im Bereiche des Wulstes ist ausser den grossen alveolären Drüsen auch eine lockere Koriumlage zwischen Oberhaut und der derben Lederhaut entwickelt und gerade am Rande des Wulstes kann man die Art ihrer Bildung beurteilen.

Seitlich vom Wulst liegt die mehrschichtige Epidermis unmittelbar dem straffen Korium auf. Die tiefsten Zellenlagen sind aus unregelmässigen kugeligen Zellen gebildet, welche vielfach Pigmentkörnchen im Plasmakörper enthalten. Die Basalfläche der tiefsten Lage zeigt in das Korium eindringende feinste Fortsätze und ebenso gehen von den im Korium befindlichen Zellen feinste Plasmafortsätze aus, die sich verhalten wie die Fortsätze der Knochenkörperchen im Knochengewebe. Die basalen Fortsätze der Epidermiszellen haben die Bedeutung von Intercellularstrukturen und es erscheint mir von grossem Interesse, dass zwischen den Epidermis- und Koriumzellen solche Verbindungsfäden bestehen. Dieser organisierte Zusammenhang legt den Gedanken an eine genetische Beziehung zwischen beiden Zellformen nahe, derart, dass die Koriumzellen aus dem Epidermisverband ausgetretene Epithelzellen darstellen, ebenso wie die Beziehung zwischen Knochenkörperchen und Osteoblasten besteht. Geht man vom Rande des Wulstes auf diesen selbst über, so sieht man, dass einzelne grosse Zellen zwischen Oberhaut und straffes Korium eingelagert sind. Von den basalen Flächen der Oberhautzellen zur Oberfläche des straffen Korium verlaufen aber zahlreich feine Fäden, welche nur die in die Länge gezogenen Fortsätze dieser Zellen ins Korium, wie ich sie soeben schilderte darstellen können. Diese Fäden sieht man überall zwischen den eingeschobenen Zellen senkrecht hindurch treten. Es fragt sich nun, woher diese Zellen zwischen Oberhaut und straffem Korium stammen. Es giebt nur zwei Möglichkeiten: 1. können sie von der Epidermis abgelöste Elemente darstellen und 2. können es Bindegewebszellen sein, welche durch das Korium hindurchgewandert sind und nun der Basalfläche der Epidermis anlagern. Für beide Möglichkeiten lassen sich Thatsachen anführen. Was zunächst die Ablösung von

Zellen aus der Epidermis betrifft, so handelt es sich unter keinen Umständen um Delamination einer oder mehrerer ganzer Schichten, sondern es können nur einzelne Zellen an verschiedenen Punkten und zu verschiedenen Zeiten sich von der basalen Lage der Epidermis ablösen, ebenso wie von einer Osteoblastenschicht stets hier und da zerstreut fortwährend einzelne Elemente in die Knochensubstanz einrücken und Knochenzellen werden. Dass dies hier an der Epidermis der Fall ist, dafür sprechen Befunde unmittelbar neben der Stelle des obengenannten durch die Drüsen bedingten Wulstes. Hier sieht man nämlich thatsächlich einzelne Epidermiszellen noch in Verband mit dem Epithel, aber mit dem grössten Teil ihres Zellkörpers aus der Epidermis herausgerückt, zwischen ihr und dem Korium liegen. An dieser Stelle sind die basalen Plasmafäden noch nicht in die Länge gezogen, sondern sind noch ganz kurz und reichen wenig in das straffe Korium hinein. Die Bilder, welche man hier erhält, sprechen mit Sicherheit dafür, dass von der Epidermis sich einzelne Zellen ablösen und ins unterliegende Korium gelangen. An dem Wulste, an welchem Drüsen der Haut schon weiter entwickelt sind, finden sich nun aber in Bezug auf das straffe Korium und die Basis der Epidermis eigentümliche Verhältnisse.

Durch das straffe Korium dringen sicher Teile aus dem darunter gelegenen Bindegewebe hindurch. So vor allem Blutgefässe, welche oft mit Blutkörperchen erfüllt sind auf der Strecke, welche sie senkrecht durch das Korium verlaufen. Sicher sieht man auch Bindegewebszellen durch dies Korium hindurchtreten. Somit sind wohl die Zellen, welche unter der Basis der Epidermis liegen, zwischen dieser und dem straffen Korium zweierlei Art: 1. abgelöste Epidermiszellen und 2. mesodermale aus der Tiefe stammende Bindegewebszellen.

Ferner aber sieht man nun, dass die Epidermis von Strecke zu Strecke spitz ausgezogen sich in die Tiefe senkt und in die straffe Lederhaut hineinragt, an den Stellen zwischen den Hautdrüsen und überall auch da, wo ohne Drüsen eine lockere Koriumschicht zwischen Epidermis und straffem Korium sich bereits stärker entwickelt hat (Taf. V, Fig. 6, m). Diese Punkte des Festhaftens der Epidermis am straffen Korium entsprechen den jüngeren Zuständen, wo eine einzelne birnförmige Zelle mit ihrem Stiel in die noch zellenfreie Lederhaut hineinreichte. Hier bleibt ein oft aus 3 – 4 Zellen bestehender spitz ausgezogener Epidermiszapfen in fester Verbindung mit der straffen Lederhaut, während daneben an der Basalfläche der Oberhaut nur feine Fäden zur straffen Lederhaut senkrecht herabziehen, und zwischen diesen finden sich rundliche Zellen als erste Anlage der lockeren Koriumschicht.

Betrachtet man nun eine Stelle aus der Mitte des durch die Ausbildung

der Hautdrüsen entstandenen Hautwulstes, so findet man zwischen den Drüsen stets die langen von der Basis der Epidermis zum straffen Korium ziehenden feinen Fäden; dazwischen ist eine helle ungefärbte Substanz, in welcher einige grosse, meist leicht abgeplattete Zellen liegen. Diese bilden oft unregelmässige übereinanderliegende horizontale Schichten (Taf. V, Fig. 7). Hier bestehen nicht mehr die langen Epidermiszapfen, wie in der Nähe des Randes am Hautwulst, sondern man findet von Strecke zu Strecke von der Epidermis ausgehend lange faserförmige senkrecht zum Korium ziehende Zellen mit stäbchenförmigem Kern, welche sich schon genau wie glatte Muskelzellen verhalten und in das straffe Korium eintreten. Hier stehen sie unter dem letzteren mit Bindegewebe in Verbindung. Ihre oberen Enden aber gehen direkt in die Epidermis über und hier zeigt die letztere ein anderes Verhalten als an den benachbarten Stellen, insofern ihre Zellen alle in die Länge gezogen sind und zum Teil in die Tiefe herausgezogen erscheinen. Eine oberflächliche Lage mit Kutikularsaum versehener Zellen zieht aber auch über diese Punkte glatt hinweg (Taf. V, Fig. 8, 9 u. 10).

Nun erkennt man schon, dass man in diesen Punkten die Anlagen der vom erwachsenen Frosche bereits geschilderten senkrecht von der Epidermis aus durch das Korium hinabtretenden Muskelbündel vor sich hat, deren Entwickelung somit zweifellos vom Ektoderm ausgeht.

Übersehen wir ihre Bildungsweise bis zu dem letztgeschilderten Stadium, so finden wir, dass schon an der zweischichtigen Epidermis, wenn gerade ein straffes Korium als ganz dünne Lage gebildet ist, bei Larven, welche eben die inneren Kiemen fertig gebildet haben, einzelne zerstreut in der Oberhaut angeordnete Zellen ihrer basalen Lage in fester Verbindung mit dem Korium stehen, und zwar wird diese Verbindung durch einen feinen Stiel der birnförmig gestalteten Zelle dargestellt, welche in das Korium sich hineinerstreckt. Die Mehrzahl der Epidermiszellen dagegen sitzt mit breiter Basis dem Korium auf und sendet nur ganz feine Plasmafortsätze in sie hinein.

Wenn die straffe Lederhaut bei älteren Kaulquappen von der Epidermis abgedrängt wird, dadurch dass dazwischen eine lockere Gewebsschicht sich entwickelt, so sehen wir, dass die feinen Plasmafäden der basalen Epidermiszellen, welche mit breiter Basis dem straffen Korium aufsitzen, zu sehr feinen Fäden in die Länge gezogen werden. An den Punkten aber, wo die birnförmigen Zellen mit ihrem Körperstiel in das straffe Korium hineinreichten, zieht sich bei der Entfernung der Epidermis von der straffen Lederhaut, ein aus mehreren Zellen bestehender Epidermiszapfen mit aus. Dies erklärt sich daraus, dass die birnförmigen Zellen ebenso, wie die mit breiter Basis dem Korium aufsitzenden Elemente sich reichlich teilen, sodass einer solchen Zelle später

immer eine grössere Anzahl entspricht. Die aus einer birnförmigen Zelle hervorgegangenen Tochterzellen bilden nun den Epidermiszapfen, welcher die Oberhaut mit dem straffen Korium verbindet und durch letzteres hindurch zieht. Diese Zellen bilden sich zu glatten Muskelzellen heran und somit sind letztere ektodermaler Herkunft. Es wird dadurch auch ihre eigentümliche Beziehung zur Oberhaut des erwachsenen Frosches verständlich. Durch die Schilderung dieser Bildungsweise der glatten Muskelzellen aus dem Ektoderm wird zugleich ein wichtiger Einwand gegen diese Auffassung widerlegt. Man könnte nämlich aus dem histologischen Bild, wie es beim erwachsenen Frosch besteht, schliessen, dass die glatten Muskelzellen aus dem Bindegewebe unter dem straffen Korium entstünden, und sich durch letzteres hindurch tretend, sekundär mit dem Ektoderm in Verbindung setzten. Durch die geschilderten jungen Stadien, welche klar und deutlich einen primären Zusammenhang der Epidermis mit dem Korium und ein Ausziehen des letztern zu langen spindelförmigen Zellen erkennen lässt, wird die Herkunft der glatten Muskelzellen aus dem Ektoderm mit Sicherheit erwiesen.

Die Verhältnisse, wie ich sie zuletzt geschildert habe, entsprechen dem Stadium der grossen Kaulquappen, wenn die Hinterextremitäten als kleine Stummel erscheinen.

Nehme ich Kaulquappen mit stärker entwickelten Hinterbeinen, während die Vorderextremitäten aber noch im Kiemensack eingeschlossen sind, zur Hand, so finde ich, dass nunmehr an der ganzen Körperoberfläche die Oberhaut vielschichtig ist und zwar dadurch, dass überall die basalen Zellen sich mehrfach geteilt haben. Auf dem senkrechten Schnitt bietet die Oberhaut ein eigentümliches Bild dar. Die oberflächliche Zellenlage ist einheitlich glatt, ihre Elemente kubisch, mit Kutikularsaum versehen. Die darunter liegenden tiefen Lagen zeigen die Zellen derart in Gruppen angeordnet, dass immer die durch Vermehrung aus einer primären basalen Zelle hervorgegangenen Elemente eine deutlich abgrenzbare Gruppe bilden. Jede solche Gruppe bildet gegen die Lederhaut eine leichte Prominenz, sodass die Basallinie der Epidermis auf dem Schnitt wellig erscheint. Drüsen sind hier noch nicht entwickelt, sie beschränken sich auf die Dorsalfläche der Larve. Das straffe Korium reicht hier bis zur Epidermisbasis.

Man erkennt aber auch hier überall mit vollkommener Deutlichkeit, dass an den welligen Prominenzen der basalen Schicht gegen das Korium überall einzelne Epidermiszellen sich aus dem Epithelverbande lösen und zunächst dem Korium auflagern.

Durch Drüsen verursachte Hautwülste finden sich auf dem Rücken, wie

im vorigen Stadium, sie haben sich aber verbreitert, sodass sie in der dorsalen Mittellinie sich vereinigen. An der Seitenfläche und Bauchfläche sind noch nirgends Drüsenanlagen nachweissbar.

Wenn dann unmittelbar vor Eintritt der Metamorphose die Vorderextremitäten aus dem Kiemensack hervorbrechen, so gehen an der Oberhaut sehr bedeutsame Veränderungen vor. Die mit Kutikularsaum versehene oberflächliche Zellenschicht stirbt ab, ihre Elemente resp. deren Kerne färben sich nicht mehr und die ganze Lage wird in Fetzen abgeworfen. Darunter bildet sich eine erste Lage verhornter Zellen aus, als Anlage des späteren Stratum corneum, das also schon auftritt zu einer Zeit, wo die Kaulquappe im Wasser lebt.

Die Epidermis hat sich ferner insofern verändert, als die Zellen der tiefsten Schichten sehr reichlich gewuchert haben und in gleichmässiger Anordnung nicht mehr Gruppen erkennen lassen, wie in dem zuletzt geschilderten Zustande. Die Zellkörper sind sehr klein, die Kerne relativ gross und liegen daher sehr dicht nebeneinander. Eine abgrenzbar deutliche basale Cylinderzellenlage ist in diesem Stadium noch so wenig wie im vorigen zu unterscheiden. Es ist hier wohl der Platz, um die Entstehung und Bedeutung der Schichtungen der Oberhaut, wie sie bis zu diesem Stadium hervortreten, zu besprechen. Wenn wir vom zweischichtigen Stadium ausgehen, so sehen wir, dass diese beiden Schichten insofern verschiedene Bedeutung haben, als die oberflächliche Lage, die man als Deckschicht bezeichnen kann, nur während des Larvenlebens besteht. Die basale Schicht ist die Matrix nicht nur der späteren vielschichtigen Epidermis, sondern auch gewisser Teile des Koriums und zwar liefert sie sicher zum Teil Bindegewebselemente, zum Teil glatte Muskelzellen.

Während der Larvenperiode kommt es nicht zu Häutungen der Larve. Da diese Periode nur wenige Wochen in Anspruch nimmt, bleibt wohl die oberflächliche Deckschicht als solche während des ganzen Larvenstadiums die gleiche. Die Zellen zeigen verschiedene Form und Grösse während der verschiedenen Altersstadien der Larve, und diese Verschiedenheiten sind offenbar bedingt durch die Beziehung der Vermehrung der Zellen dieser Schicht zum Gesamtwachstum des Larvenkörpers. Wenn der Körper sich bedeutend vergrössert und die Zellen der oberflächlichen Schicht teilen sich nicht dementsprechend rasch, so stellen sie grosse Zellplatten dar. Dann teilen sich die letzteren und es ist die oberflächliche Epidermislage aus kleinen kubischen Elementen dargestellt. Dass sich Zellen mit Kutikularsaum teilen können, kann man leicht nachweisen: man findet sehr häufig den Kern solcher Elemente im Zustand der Mitose. Während die Deckschicht zur ganzen Zeit des Larvenlebens als einfache und im wesentlichen gleichartige, nur in Bezug auf die Form der Zellen verschieden sich verhaltende

Lage besteht, finden wir in der basalen Zellenlage komplizierte Umbildungen auftreten. Die Lage bleibt lange einfach. Ihre Elemente vermehren sich dabei und wachsen zu sehr grossen Zellen heran, in deren Plasmakörper Spiralfäden auftreten. Diese Zellen sind insofern schon an der Bildung der ersten Koriumlamelle beteiligt, als sie in diese hinein feinste Fortsätze senden; die sich wie Intercellularstrukturen verhalten. Es müssen demnach die unmittelbar an die Epidermiszellen angrenzenden Teile des noch zellenfreien Koriums von den Epidermiszellen abgeschieden sein, denn deren Fortsätze reichen in sie hinein. Einige Zellen durchsetzen sogar mit ihrem fadenartig verjüngten Körper das ganze Korium. Die basalen Zellen teilen sich nun und geben einerseits zur Oberfläche hin Elemente ab, welche eine intermediäre Lage zwischen Basal- und Deckschicht bilden. Diese Zellen dienen offenbar zum Ersatz der vielfach abgestossenen Deckzellen; zum Teil liefern sie Pigmentzellen. Andererseits rücken von der basalen Schicht viele Zellen in die Tiefe, scheiden aus dem Epithelverband aus und beteiligen sich bei der Bildung des ersten Korium, dem somit von der Oberhaut Zellenmaterial direkt zugeführt wird. Abgesehen von diesen nach oben wie nach der Tiefe aus der primären Basalschicht austretenden Zellen stellt letztere noch immer eine einheitliche einfache Lage sehr grosser Zellen dar. Nunmehr folgt eine rapide Vermehrung dieser Zellen und man kann dann eine Zeitlang die aus jeder einzelnen primären Zelle hervorgehenden Elemente als geschlossene Gruppen nebeneinander liegend nachweisen. Auch von diesen Zellengruppen werden noch Elemente in die Lederhaut abgegeben. Dieselben tragen zu der Bildung der oberflächlichen lockeren Koriumschicht bei. Nach der Oberfläche zu bilden sich von diesen Zellen aus die ersten verhornten Elemente. Vorher aber haben sich die Grenzen der Zellgruppen verwischt, unter der reichlich fortschreitenden Vermehrung der Elemente. Aus den primären Basalzellen stellen einzelne von Strecke zu Strecke glatte Muskelmutterzellen dar, welche sich ebenfalls vermehren und Bündel langer senkrecht durch die straffe Lederhaut durchtretender glatter Muskelzellenbündel liefern, die stets mit den oberflächlichen Epidermislagen in direkter Verbindung bleiben, während sie sich unter dem Korium ins Bindegewebe verlieren.

So sehen wir die primäre Basalschicht eine sehr vielseitige Thätigkeit entfalten und sich nach den verschiedensten Richtungen differenzieren. Sie lässt unter anderem auch die spätere basale Epidermisschicht hervorgehen, dieselbe differenziert sich aber erst später heraus und ist durchaus nicht homolog der primären Basalschicht, die eine weit vielseitigere morphologische Bedeutung hat.

Hautsinnesorgane und Drüsen: Es bleibt jetzt noch einzugehen auf die erste Bildungsweise der Hautsinnesorgane und der Hautdrüsen. Hautsinnesorgane und Drüsen.

Hier ist zunächst von Bedeutung, dass die Hautsinnesorgane ontogenetisch viel früher auftreten als die Drüsen.

Kaulquappen, bei welchen die Vorderextremitäten im Kiemensack schon recht ansehnliche Gebilde darstellen und deren Hinterbeine ebenfalls schon etwa 1 mm Länge erreicht haben, zeigen noch keine Spur von Drüsenbildungen in der Haut, während die Hautsinnesorgane schon auf der Höhe ihrer Entwickelung stehen. Für beide Organe ist die Matrix die basale Zellenlage der zweischichtigen Epidermis und die Deckschicht geht über dieselbe glatt hinweg.

Abgesehen von der Zeit des ersten Auftretens unterscheiden sich Drüsen und Hautsinnesorgane auch in der topographischen Anordnung von einander. Die Hautsinnesorgane bilden sich bei Anurenlarven von vornherein in einfachen Reihen aus, welche dem Verlauf der drei Seitenlinien (Ram. lat. vagi) und der drei Facialishautäste entsprechen, während die Drüsen nicht in Reihen, sondern in breiten Fluren zur Anlage kommen, welche in paariger Anordnung vom Nacken anfangend nach dem Schwanz zu leicht konvergierend verlaufen.

Die Hautsinnesorgane sind nur während der Larvenperiode ausgebildet, während der Metamorphose erleiden sie eine Rückbildung, sodass sie schon unmittelbar nach Ablauf derselben nicht mehr nachweisbar sind. Die Drüsen, welche zuerst in der angegebenen Anordnung am Ende der Larvenperiode auftreten, verbreiten sich während und unmittelbar nach der Metamorphose über den ganzen Körper, sodass man nur an wenigen Punkten drüsenlose Hautstellen nachweisen kann. Es reihen sich an diese zeitlichen Beziehungen zwischen Hautdrüsen und Hautsinnesorganen verschiedene Fragen an: 1. sind nicht die Hautdrüsen, wie L e y d i g angab, aus umgebildeten Hautsinnesorganen hervorgegangen? 2. Wenn dies nicht der Fall ist, verschwinden die Hautsinnesorgane spurlos, oder bleiben sie in irgend einer umgebildeten Form bestehen?

Zur Entscheidung dieser Fragen hat man zunächst die Art der ersten Anlage beider Organe zu untersuchen und dann die Hautsinnesorgane zur Zeit der Metamorphose zu betrachten.

Entwickelung der Hautdrüsen: Über die erste Bildung der Hautdrüsen (Taf. V, Fig. 13, 14 und 15) kann man sich am besten unterrichten, wenn man eine Kaulquappe vornimmt, bei welcher die Hinterextremitäten schon völlig ausgebildet sind und die Vorderbeine zwar noch im Kiemensack einge- Entwickelung der Hautdrüsen.

schlossen, aber dem Durchbruch nahe sind. Es entspricht dieses Stadium etwa der letzten Woche vor der Metamorphose.

In dieser Zeit bestehen die Hautdrüsen an den beiden nach hinten konvergierenden Rückenwülsten in allen Stadien der Entwickelung und auch ventral beginnt ihre Ausbildung. In der Gegend der Brustbeinanlage finden sich Drüsenanlagen in grosser Zahl. Den Ausgangspunkt bietet auch hier die zweischichtige Epidermis. Wenn ich den Rand der dorsalen Drüsenwülste vornehme, so erkenne ich hier, dass die basale Zellenlage im Zustande der Vermehrung ist. Einzelne Elemente besitzen noch die ursprüngliche Form, sie sind sehr grosse Kolbenzellen mit Spiralfäden im Plasmakörper. Diese Zellen sind aber nicht mehr sehr zahlreich. Überall zwischen ihnen bestehen schon Zellkomplexe kleiner Elemente, welche durch mehrfache Teilung aus den grossen Zellen hervorgegangen sind, darauf weisen die vielen Mitosen hin, welche man hier findet. (Taf. V, Fig. 5). Über die ganze, ein sehr verschiedenartiges Bild liefernde tiefe Lage der Oberhaut zieht die Deckschicht der Kutikularzellen, aus kubischen Elementen bestehend, glatt und unverändert weg. In der tiefen Schicht fallen sofort die Drüsenanlagen auf. Solche finden sich überall zerstreut und erscheinen als Komplexe rundlicher Zellen, welche scharf abgegrenzt sind. Die Zellen bilden ein kompactes Knötchen, sie zeichnen sich vor den, nicht zur Drüsenbildung bestimmten Zellgruppen, die aus einer grossen basalen Fadenzelle durch Teilung entstanden sind, durch die Grösse ihrer kugeligen Kerne und deren intensive Färbung aus (Taf. V, Fig. 13). Der eine Drüsenanlage darstellende Zellenkomplex liegt genau im Niveau der Epidermis eingeschlossen, bedingt weder gegen die Oberfläche, noch in die Tiefe eine Prominenz und macht trotz seiner scharfen Abgeschlossenheit in keiner Weise den Eindruck einer Zellenknospe, wie dies bei den Anlagen der Hautsinnesorgane der Fall ist. Der Eindruck des einfachen Knötchens wird hervorgerufen durch die regellose Zusammen- und Übereinanderlagerung der Zellen, deren Kerne, ebenfalls übereinanderliegend, durchaus nicht gleiche Grösse besitzen.

Dies Verhalten unterscheidet eine Drüsenanlage auf den ersten Blick vollkommen deutlich von der Anlage eines Hautsinnesorganes. Die Weiterbildung einer solchen Drüsenanlage lässt sich weiter verfolgen. Sie stellt sich in der Weise dar, dass zunächst die Zellen der Anlage sich vermehren und damit rückt dieser Zellenkomplex in die Tiefe, und bildet gegen das Korium eine leichte Prominenz. Er setzt sich aber auch gegen die seitlich angrenzenden basalen Epidermiszellen schärfer ab, dadurch, dass ein feiner Spaltraum zwischen den letzteren und der Drüsenanlage entsteht (Taf. V, Fig. 14, l). Derselbe reicht

gegen die Oberfläche nur bis zu den oberflächlichsten Epidermiszellen, die auch über die Drüsenanlage in ununterbrochener Schicht hinwegziehen.

In diesem Stadium ist ein grösserer Drüsenkörper noch nicht gebildet. Das straffe Korium reicht noch bis unmittelbar an die basale Epidermislage heran.

Geht man aber vom Rande des Rückenwulstes auf diesen selbst über, so erkennt man, dass zwischen Epidermis und straffer Lederhaut eine lockere Bindegewebsschicht sich ausgebildet hat und in dieser sind die Körper von weiter entwickelten Drüsen eingelagert. An den letzteren findet man nun Verhältnisse, welche für die vollkommene Verschiedenheit von Drüsen- und Sinnesorganen von grosser Bedeutung sind.

Der Drüsenkörper kann erst in die Tiefe rücken, wenn unter der Epidermis eine stärkere, lockere Gewebsschicht gebildet ist, er kann wenigstens nur dann seine kugelige Gestalt behalten. Man findet zuweilen auch ohne Bestehen einer lockeren Gewebsschicht Drüsenalveolen zwischen Epidermis und straffer Lederhaut angeordnet, dieselben sind aber dann plattgedrückte Gebilde und finden sich auch nur in geringer Anzahl.

Wenn eine Drüse in die Tiefe rückt, so wird sie zugleich eine mit weitem Lumen versehene Blase. Die Wandung der Blase wird durch die Zellen der Drüsenanlage gebildet. Diese Zellen waren, wie ich oben ausführte, durch Vermehrung aus einer grossen, einen Spiralfaden enthaltenden Zelle der basalen Epidermisschicht hervorgegangen. Diese Teilungsprodukte differenzieren sich unter Entwickelung der mit einem Lumen versehenen Drüsenblase sehr rasch zu zwei Zellformen, die man als äussere und innere unterscheiden kann. Die äussere Lage, welche den ganzen Drüsenalveolus umgiebt, besteht aus abgeplatteten spindelförmigen Zellen mit langovalem Kern, die innere Lage ist aus kugeligen Zellen mit eben solchen Kernen dargestellt, welche das Lumen der Drüsenblase direkt begrenzen (Taf. V, Fig. 15). Diese beiden Zellformen lassen sich in ihrer späteren Bedeutung für die sich weiterbildende Drüse schon jetzt beurteilen. Die äussere Zellenlage stellt die Anlage der glatten Muskelzellen der Drüse dar, während wir in den inneren Zellen die eigentlichen, Sekret liefernden Drüsenzellen zu erblicken haben. Wie verhalten sich diese Zellen nun zu der Schichtung der Oberhaut? Wir sahen, dass die Zellen der ersten Drüsenanlage einen kompakten Komplex darstellten, an welchem man scharf zu sondernde Schichten nicht nachweisen konnte. Die Zellen lagen neben- und übereinander. Mit der Ausbildung des Drüsenalveolus bilden sich zwei Schichten und es ist die Drüsenzellenschicht nicht die basale, sondern letztere stellen die Muskelzellen dar, während die Drüsenzellen die zweite Zellenlage bilden. Sie begrenzen mit freier Oberfläche das Drüsenlumen. Diese freie Oberfläche ist aber nicht die freie Oberfläche

der Epidermis, denn diese ist im vorliegenden Stadium in der glatt über die Drüsenanlage wegziehende Kutikularzellenschicht gegeben. Wenn später die kutikulare Zellenschicht abgestossen wird, so bildet sich eine neue Epidermisoberfläche aus verhornten Zellen bestehend und diese senkt sich in die Ausführgänge der Drüse hinein, dann entspricht auch die Oberfläche der Drüsenzellen, welche das Lumen des Alveolus begrenzen, einem Teil der freien Epidermisoberfläche, die hier in die Tiefe gesenkt erscheint. Die Drüsenzellen entsprechen dann der oberflächlichen Epidermislage, während die basale Lage durch die Muskelzellen der Drüsen dargestellt wird. Diese Entwickelungsvorgänge haben natürlich nur cänogenetische Bedeutung, aber sie werden doch von Wichtigkeit, wenn wir die Entwickelung der Hautsinnesorgane damit vergleichen. Über die Entwickelung der Hautdrüsen bei Amphibien siehe auch Heidenhain und Nicoglu.

Entwickelung der Hautsinnesorgane.

Entwickelung der Hautsinnesorgane: Die Hautsinnesorgane entstehen bekanntlich sehr frühzeitig, wenn die Epidermis noch durchweg aus zwei Lagen von Zellen besteht, welche etwa dem auf Taf. V Fig. 2 abgebildeten Zustande entspricht.

Ihre Ausbildung beginnt am Kopfe und sie breitet sich von da längs der Seitenlinien dem Körper entlang aus. Es findet gleichzeitig mit ihrer Ausdehnung die Bildung der sie versorgenden Nervenstämme statt, welche dem Facialis und Vagus angehören.

Es ist dies aber kein Auswachsen des Nervenstammes, sondern eine Differenzierung und Herausbildung des Nervenstammes aus dem Ektoderm. Von Strecke zu Strecke bleibt in der Anlage eines Hautsinnesorganes die primäre Beziehung des Nerven zum Oberhautepithel erhalten.

Die Anlage des Hautsinnesorganes selbst erfolgt aus den Zellen der basalen Epidermisschicht, über welche die Deckschicht ununterbrochen wegzieht (Leydig). Die Zellen der basalen Schicht vermehren sich an ganz cirkumskripten Stellen, so dass sie als hohe cylindrische Elemente in scharf begrenzten Gruppen zwischen den kubischen oder platten Zellen der basalen Schicht liegen. Ihre Kerne nehmen dabei eine ovale Form an und da sie dicht zusammenliegen, so hebt sich der ganze Bezirk als ein dunkel gefärbter Teil aus der übrigen Oberhaut ab. Auch sind infolge der mehrfachen Teilungen der Zellen die Plasmakörper im Verhältnis zum Kern kleiner, als bei den angrenzenden Zellen. Die Zellen der Sinnesorgananlage sind im ersten Stadium durchaus gleichartig und ich kann Mitrophanow nicht beistimmen, der von vornherein zwei Zellformen unterscheidet, von welcher er die einen als birnförmige Sinneszellen, die

anderen als fadenförmige Stützzellen bezeichnet. Mitrophanow giebt an, dass je eine einzige der beiden Zellformen zusammen in vielen Fällen die Anlage eines Sinnesorganes darstelle und durch Teilung gingen dann aus birnförmigen Sinneszellen nur wieder solche, aus fadenförmigen Stützzellen auch nur ebensolche hervor. Ich finde dies anders. In den ersten Anlagen der Hautsinnesorgane finde ich nur durchaus gleichartige cylindrische Zellen, die sich aber von den Anlagen der später auftretenden Drüsenanlagen in Anordnung und Form sehr wesentlich unterscheiden. Sie liegen stets in einfacher Schicht nebeneinander und formieren einen Zellenkegel, der zuerst noch von der Deckschicht der Epidermis überzogen ist. Wenn die erste Anlage in dieser Weise ausgebildet ist, dann sehen wir allerdings, dass zweierlei Zellformen darin zur Differenzierung kommen: die birnförmigen Sinneszellen und die cylindrisch bleibenden Stützzellen. Erstere entstehen aus den Cylinderzellen der Anlage, ebenso wie letztere. Jene bilden sich derart aus, dass sie grösser werden, ihr Kern nimmt Kugelform an und ihr grosser ebenfalls kugeliger Zellkörper erhält eine helle durchsichtige Beschaffenheit, man kann aber doch feine punktartige Körnchen darin erkennen. Diese Zellen sitzen der Basis der Epidermis auf und ihr kugeliger Körper verjüngt sich gegen die Oberfläche hin etwas und reicht bis zur Deckschicht der Oberhaut, die immer noch ohne Unterbrechung über die Organanlage wegzieht. Man findet zuweilen, dass solche Zellen zuerst excentrisch in einer solchen Anlage auftreten. Dann aber, indem sie sich vermehren, nehmen sie eine centrale Anordnung in der Achse des Sinnesorganes an und die zu Stützzellen werdenden übrigen Zellen der Anlage bilden eine periphere Mantelschicht. Jederzeit erstreckt sich jedes einzelne Element der beiden Zellformen durch die ganze Dicke der Epidermis. Man erkennt nämlich, dass über der Anlage eines solchen Hautsinnesorganes die Deckzellen der Epidermis abgestossen werden und dann ist die Oberhaut an der Stelle des Sinnesorganes nur einschichtig und die sie zusammensetzenden Zellen stellen die primäre basale Schicht der embryonalen Oberhaut dar. Dieses Verhältnis erhält sich auch bei älteren Larven, die schon eine mehrschichtige Oberhaut besitzen. Wenn die Drüsenanlagen dann später auftreten, so erkennen wir an diesen stets den oben geschilderten Befund, durch welchen sie sich wesentlich von den Hautsinnesorganen unterscheiden. Denn letztere bestehen um diese Zeit auch bei Anuren noch in voller Ausbildung und sind stets als kegel- oder meilerförmige Zellgruppen einschichtig bleibende Bezirke der Oberhaut. Die birnförmigen Sinneszellen, welche in der Achse des Organs liegen, sind später meist so in die Höhe gerückt, dass sie von der Basalfläche der Oberhaut abgehoben zu sein scheinen. Das ist indess niemals der Fall: nur die Kerne sind höher gelegen und damit die durch die Kerne hier kugelig

angeschwollenen Zellkörper. Von letzteren geht stets ein feiner fadenförmiger Fortsatz in die Tiefe zur Basalfläche des Epithels, wo er mit einer Nervenfaser in direkter Verbindung steht. Die peripheren Stützzellen umschliessen die Sinneszellen dicht und ihre Kerne sind vielfach basal angeordnet, so dass sie eine basale Schicht gegenüber den birnförmigen Zellen vortäuschen, denn viele Kerne liegen thatsächlich unter den Birnzellen. Zwischen jenen Kernen gehen aber, wie oben angeführt, stets die Fortsätze der Birnzellen hindurch, so dass die Einschichtigkeit des Epithels doch gewahrt bleibt. Ich hebe dies alles besonders hervor, um den Unterschied gegen die Drüsenbildungen möglichst deutlich zu machen. In diesem Zustande bestehen schon Hautsinnesorgane bei Kaulquappen, welche noch durch äussere Kiemen atmen. Sie bleiben auch auf diesem Stadium bis zur Zeit der Metamorphose. Ihre Anordnung bei der Kaulquappe ist bekannt. Am Kopfe findet man eine Supraorbital-, Infraorbital- und Supra- und Inframaxillarreihe, welche nicht immer als Reihen einzelner Organe nachweisbar sind, sondern in vielen Fällen aus Gruppen von Organen sich zusammensetzen. Eine solche Gruppe besteht meist aus drei und mehr Organen, die eine Querreihe bilden. Am Körper sind die drei Seitenlinien erkennbar, eine dorsale, mittlere und ventrale, von welchen die mittlere sich eine Strecke weit auf den Schwanz fortsetzt, in individuell sehr verschiedener Ausdehnung. Mit dieser Verteilung stimmt die Topographie der ersten Drüsenanlagen nicht überein. Letztere bilden am Rücken und am Bauch paarige breite Längswülste, in welchen die Anlagen der Drüsen ganz unregelmässig verteilt und zu verschiedenen Zeiten sich ausbilden.

Die Hautsinnesorgane bilden sich kontinuierlich gleichmässig aus. In ihrem Bau tritt noch eine Komplikation schon bei Kaulquappen auf, welche mir von Bedeutung erscheint. Ich hatte oben, wie alle Autoren, birnförmige Sinnes- und fadenförmige Stützzellen unterschieden. Leydig benennt diese Zellformen als Zellen des Innenkörpers und Mantelzellen und fasst beide als Sinneszellen auf. Während der Zeit der vollen Ausbildung des Sinnesorgans kann man mit Sicherheit über die Funktion der beiden Zellformen nichts aussagen, weil uns ein Urteil über die genauere Art der Funktion solcher Hautsinnesorgane überhaupt nicht zusteht. Es ist also sehr leicht möglich, dass lange Zeit diese beiden Zellformen spezifische Sinnesfunktionen haben. Diese Auffassung wird durch die Thatsache unterstützt, dass bei Knochenfischen in grosser Verbreitung Hautsinnesorgane auftreten, welche nur aus einer Zellform bestehen und diese Zellen gleichen vollkommen den Stützzellen der höher ausgebildeten Formen. Bei Anurenlarven sehen wir aber nun um die Mantelzellen noch eine einfache Lage abgeplatteter kleiner Epidermiszellen sich anschliessen, welche die Deck-

zellen des Sinnesorganes darstellen. Da diese Zellen in jugendlicheren Stadien nicht vorhanden sind, sondern erst bei Kaulquappen etwa zwei Wochen vor der Metamorphose auftreten, sind sie nicht einfach als durch Druck von seiten der Sinnesknospe mechanisch entstandene Elemente der Oberhaut aufzufassen; sie leiten vielmehr einen Vorgang an den Sinnesorganen ein, welcher von grosser Bedeutung für die Auffassung der beiden zuerst bestehenden Zellformen werden muss. Diese Deckzellen zeigen nicht mehr einen plasmatischen Zellkörper, sondern der letztere ist chemisch-physikalisch verändert. Er erscheint stark glänzend, der Kern ist homogen und färbt sich zuerst noch dunkel, dann nur blass und die ganze Zelle nimmt bei der mehrfach erwähnten Doppelfärbung mit Hämatoxylin und Säurefuchsin-Pikrinsäure eine gelbe Farbe an, wie die Zellen des hier schon bestehenden oberflächlichen Stratum corneum der Epidermis. Ich schliesse aus diesen Thatsachen, dass die äusseren Belagzellen des Sinnesorganes eine Veränderung erleiden, die dem Verhornungsprozess verwandt ist. Die vorausgehende Formveränderung, durch welche sie zu abgeplatteten Elementen werden, sahen wir bereits bei den an die Sinnesorgane der Fische angrenzenden Zellen der Epidermis auftreten. Dort bezeichnete ich diese Elemente ebenfalls als Deckzellen der Sinnesorgane und diesen sind die gleichbenannten Zellen der Amphibiensinnesorgane homolog. Letztere stammen auch von den Epidermiszellen in unmittelbarer Umgebung der Sinnesorgane. Die Verhornung dieser Deckzellen bei den Sinnesorganen der Anurenlarven tritt ein, wenn die Organe sich rückzubilden beginnen. Bekanntlich fehlen solche Gebilde in der Haut der Frösche nach der Metamorphose gänzlich.

Rückbildung der Hautsinnesorgane.

Die Rückbildung findet gerade zur Zeit der Metamorphose statt und wird vorher eingeleitet. Am besten konnte ich dies erkennen bei Kaulquappen, welche die Vorderextremitäten noch im Kiemensack eingeschlossen tragen, dieselben aber zwei Tage später nach aussen durchbrechen lassen. Bei solchen Kaulquappen findet man die Hautsinnesorgane in der bekannten Anordnung auf dem Körper und Kopf. Sie sitzen in der glatten Epidermis, zeigen keine Spur einer Tieflagerung. Im Gegenteil bildet die straffe Lederhaut unter dem einzelnen Organ eine papillenartige Erhebung und auf deren Kuppe sitzt das Organ. Stets findet sich ein grösseres Blutgefäss gerade unter einer Knospe. Ein jedes Sinnesorgan lässt im Centrum eine Gruppe von birnförmigen Sinneszellen mit basal gelagertem kugeligen Kern erkennen. Darum finden sich in mehrfachen Lagen die fadenförmigen Stützzellen mit stäbchenförmigem Kerne und den Abschluss bildet eine Lage von kleinen verhornten Deckzellen. An letztere grenzen direkt die indifferenten Epidermiszellen.

Die ersten Veränderungen treten, wie auch zu erwarten, an den central

angeordneten Sinneszellen auf. Man findet nämlich deren Zellkörper dicht erfüllt mit stark glänzenden gelben Körnern, welche etwa die halbe Grösse des Kerns besitzen. Solche Körner finde ich etwa 3—4 in jeder Sinneszelle. Die Stütz- und Deckzellen sind in keiner Weise verändert. Derartige Sinnesorgane fand ich besonders in der Haut der Bauchfläche des Kiemensackes. Zu dieser Zeit sind auch bereits Hautdrüsen entwickelt. Ich führe dies hier an um nochmals hervorzuheben, dass aus sich rückbildenden Hautsinnesorganen nicht etwa Drüsen hervorgehen. Die weitere Veränderung an Hautsinnesorganen sind derart, dass die körnchenbeladenen Sinneszellen abgestossen werden und mit ihnen die Stützzellen der Sinnesorgane. Es findet dies mit der letzten Häutung statt, welche vor dem Abschluss der Metamorphose eintritt. Ich habe schon in einer früheren Arbeit (Morphol. Jahrb. Bd. XIII, S. 335) darauf hingewiesen, dass die Metamorphose von Rana temporaria und esculenta innerhalb acht Tagen verläuft, während welcher Zeit unter dem Bilde einer akuten Entzündung die Umbildung im Bereich des Kieferkiemenapparats sich abspielt. An den Hautsinnesorganen sieht man nun, dass nachdem die genannten wesentlichen Teile eliminirt sind, die angrenzenden Epidermiszellen eine starke Wucherung erfahren und dies führt zur Bildung eigentümlicher Epidermoidalwarzen. Nicht an allen Hautsinnesorganen tritt dies auf. An denjenigen des Unter- und Oberkiefers findet eine baldige vollkommene Ausglättung der Epidermis statt nach Ausstossung der Sinnesknospe. Auf der Stirn und Rückengegend dagegen wuchern die angrenzenden Epidermiszellen so stark, dass Gebilde entstehen, wie ich eines auf Taf. V, Fig. 11 von Rana temporaria dargestellt habe. Die basale Zellenlage besteht aus kubischen Zellen, darauf folgen sehr grosse solche Zellen mit mächtigen Plasmakörpern, in deren Innerem sehr wenig äusserst feinkörniges Pigment auftritt. Solche Zellen bilden, einen kugeligen Komplex darstellend, die 4—5 Zellenlagen dicken mittleren Epidermisschichten, und auf diesen sitzt ein kurz gedrungener konischer Hornzapfen, an welchem nur mit Hilfe von starken Alkalien Zellengrenzen erkennbar sind. Er besteht aus 2—3 Schichten völlig verhornter Elemente, in welchen vom Kern kaum mehr ein Schatten nachweisbar ist. Dieser Epidermisbezirk ist meist mit seiner basalen Fläche leicht in die Lederhaut eingesenkt. Fragt man nach der Bedeutung dieser eigentümlichen Gebilde, so stehe ich nicht an, sie für homolog den Perlorganen der Knochenfische zu halten. Ich bitte damit nur die Fig. 2 der Taf. IV zu vergleichen und man wird finden, dass hier völlig gleiche Verhältnisse bestehen. Die Unterschiede sind nur graduelle, insofern in dem Perlorgan der Knochenfische ein viel grösserer Zellenreichtum besteht, der aber parallel geht der enormen Schichtenzahl, welche auch die glatte Epidermis der Knochenfische gegenüber der

Perlorgane.

Amphibienoberhaut auszeichnet, die viel weniger Zelllagen aufweist. Entsprechend den Hautsinnesorganen der dorsalen Seitenlinie finde ich diese Perlorgane bei jungen Fröschen und zwar esculenta sowie temporaria am regelmässigsten ausgebildet. Sie bestehen in der auf Taf. V, Fig. 11 abgebildeten Form nur kurze Zeit. Nach wenigen Häutungen bleibt die Bildung des Hornkegels aus. Man findet aber diese Gebilde dann ohne solchen doch wieder in eigentümlichen kleinen rundlichen, durch ihre Blässe bei Loupenbetrachtung der Hautoberfläche schon hervortretende Bezirke, welche als Tastflecken bekannt sind und in Anordnung und Bau schon von Merkel u. a. beschrieben wurden. Ein solches Gebilde von einer erwachsenen Rana temporaria bilde ich aus einem senkrecht durch die Haut geführten Schnitt auf Taf. V, Fig. 12 ab. Der Schnitt entstammt der Haut des Rückens etwa in der Mitte zwischen Vorder- und Hinterextremität. Die Epidermis ist nur ganz wenig verdickt dadurch, dass die Zellen der mittleren Lagen grösser sind als die Elemente in gleichen Lagen der angrenzenden Epidermis. Es fällt ferner in die Augen, dass die Epidermis an diesem Tastfleck äusserst arm an Pigment ist. Solches findet sich nur in den mittleren und oberflächlichsten Zellen in Form weniger feiner Körnchen, die um den Kern, meist dessen der freien Oberfläche zugewandter Fläche angeschlossen, liegen. In den angrenzenden Epidermiszellen ist zwar auch nicht sehr viel Pigment, es ist aber doch viel reichlicher als im Bereich des Tastflecks. Es zeigt die gleiche Anordnung wie da, findet sich aber in allen Epidermiszellen von der basalen bis zur oberflächlichsten Schicht. Auf der geringeren Menge von Pigment in den Epidermiszellen beruht aber nicht allein das blasse Aussehen der Tastflecken bei Loupenbetrachtung. Hauptsächlich rührt es daher, dass die subepidermoidale Chromatophorenlage unterbrochen ist. Unter der Epidermis liegen, und zwar deren Basalfläche unmittelbar angeschlossen, bekanntlich zwei bis drei Lagen mächtig grosser ganz mit schwarzen Pigmentkörnchen beladener Chromatophoren. Diese senden zwischen die Zellen der basalen Epidermiszellen zahlreiche Fortsätze, wodurch auch diese tiefsten Lagen der Oberhautzellen Farbstoff erhalten. Die subepidermoidale Chromatophorenlage ist unter dem Tastfleck unterbrochen, sie fehlt hier an einem kreisrunden Fleck. Dadurch sind die basalen Epidermiszellen des Tastfleckes vollkommen frei von Pigment. Das Fehlen von letzterem zeichnet aber nicht allein das unter dem Tastfleck gelegene Korium aus. Man findet vielmehr hier die lockere subepidermoidale, zwischen Oberhaut und straffer Lederhaut gelegene Bindegewebsschicht beträchtlich verdickt und zu einem gegen die letztere konvexen, saftreichen Polster ausgebildet. In letzterem finden sich einige spindelförmige und verästelte Bindegewebszellen mit kugeligen oder ovalen grossen Kernen. Dieselben sind in einer homogenen glänzenden Grundsubstanz

eingelagert, die nur spärliche Fasern enthält. Ich habe dies Verhalten auf der Abbildung Taf. V, Fig. 12 genau nach der Natur wiederzugeben versucht. Das straffe Korium ist durch diese Bildung muldenartig ausgebogen und von der Epidermis abgedrängt. In der Mitte der erwähnten Polsterbildung liegen dicht der Basalfläche der Epidermis angeschlossen einige beachtenswerte Elemente. Dies sind mehrere Zellen, welche eng zusammen liegen. Sie sind zum Teil kugelig und liegen dann frei neben einander, zum Teil liegen sie fest an einander gepresst und platten sich gegenseitig ab. Gerade in der Mitte sind drei solcher zusammengeschlossener Zellen abgebildet. Diese Elemente sind die von Merkel beschriebenen Tastzellen eines solchen Gebildes. Man kann leicht einen zu denselben hin verlaufenden Nerven nachweisen.

Solche Tastflecke entwickeln sich beim Frosch nach der Metamorphose und bilden sich in den eigentümlichen Reihen aus, die von Merkel genau beschrieben wurden. Auf die phylogenetische Bedeutung dieser Organe bleibt später einzugehen.

Dactylethra.

Dactylethra: Nachdem es mir an keiner einzigen einheimischen Anurenform gelungen ist nach der Metamorphose Hautsinnesorgane nachzuweisen, die doch bei den Larven von sämtlichen wohl entwickelt sind, war es mir von grossem Interesse, in einer ausländischen Kröte eine solche Form zu finden, die noch im ganz ausgewachsenen Zustande wohl ausgebildete Hautsinnesorgane besitzt. Wenn man die Oberfläche von Dactylethra betrachtet, so erscheinen auf dem Rücken des Tieres, der an dem mir vorliegenden gut konservierten Spirituspräparat eine bräunlich schwarze ziemlich gleichmässige Färbung besitzt, kleine weisse Striche von 1 mm Länge, die eine sehr charakteristische Anordnung zeigen. Die Bauchfläche des Tieres ist hellgelb, fast weisslich und auch hier sind die Linien, wenn auch schwerer zu erkennen. Sie erscheinen dem blossen Auge kaum sichtbar, mit der Loupe stellen sie feine lineare Erhabenheiten dar, die oft sich wie eine Reihe von Punkten ausnehmen. Da sie durch die Färbung sich nicht von der Umgebung unterscheiden, sind sie schwer zu erkennen. Dactylethra ist mir in Abbildungen mehrmals begegnet u. A. bei Duméril und Bibron und dabei ist natürlich auch diese eigentümliche Zeichnung wieder-

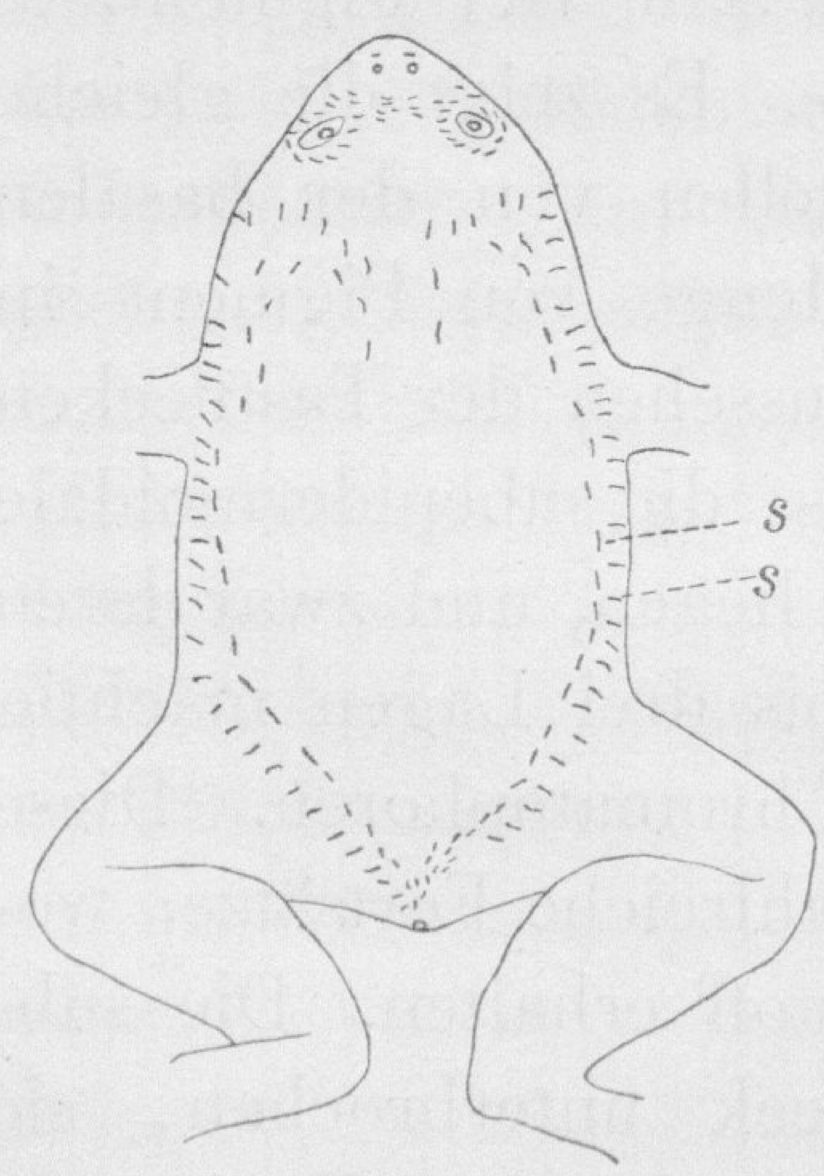


Fig. 6.
Dactylethra, Rückenfläche. *s* lineare Gruppen von Hautsinnesorganen in ihrer Anordnung, dorsale und mittlere Seitenlinie.

gegeben. Bei den Beschreibungen ist das wahre Wesen dieser Dinge nicht erkannt worden: einmal finde ich sie als Drüsen aufgefasst. Auf der Textfigur 6 stelle ich die auf der Dorsalfläche sichtbaren Strichelungen dar. Die Untersuchung dieser Gebilde ergab auf senkrechten Schnitten, dass es sich hier um Hautsinnesorgane handelt und zwar entspricht jeder kleine Strich eine Gruppe von solchen. Je nach der Länge eines Striches sind in solcher Gruppe 3—7 Sinnesorgane zusammengelagert. Auf Taf. VI, Fig. 3 gebe ich einen senkrechten Schnitt durch die Haut, welcher einen solchen Strich genau der Länge nach getroffen hat. Man erkennt hier fünf Sinnesorgane nebeneinander gelagert. Sie liegen nicht in der glatten Epidermis, sondern sind in das subepidermoidale Bindegewebe eingesenkt, sodass ein jedes Organ einen selbständigen kleinen Follikel bildet. Sie unterscheiden sich also dadurch von den Hautsinnesorganen wie sie bei Anurenlarven stets sich finden, die immer ebenso wie bei Urodelenlarven in der glatten Epidermis sitzen, sodass die Basalfläche der Oberhaut ganz eben unter ihnen wegzieht. Ich schliesse daraus, dass auch hier die Tieflagerung des einzelnen Organes ein erst nach der Metamorphose, also wohl unter dem Einfluss des Lebens auf dem Lande erworbener Zustand ist. Der Bau eines solchen Organes ist der bekannte. Auch hier unterscheidet man central angeordnete birnförmige Sinneszellen und um dieselben fadenförmige Stützzellen, welche einen an der Oberfläche abgestutzten Kegel bilden, der über die freie Oberfläche der Epidermis etwas hervorragt. Die Stützzellen sind stark glänzend und gelblich gefärbt wie die Elemente des Stratum corneum der Epidermis. An die Stützzellen schliesst sich eine Lage sehr kleiner abgeplatteter Deckzellen an und darauf folgen die indifferenten Epidermiszellen, die aber hier eine nicht so regelmässige Bedeckung bilden, wie ich es bei den Organen von Triton schildern werde. Um das kegelförmige Organ findet sich eine kleine ringgrabenförmige Vertiefung der Oberhaut, sodass die obere Hälfte des Kegels ziemlich frei liegt. Zum Grund des Gebildes verläuft ein markhaltiger Nerv und alle Organe einer linearen Gruppe werden von einem gemeinsamen Nervenstämmchen versorgt.

Unter diesen Organen ist auch die Lederhaut verändert. Ich erwähnte schon, dass die Linien kleine Prominenzen an der Oberfläche der Haut bewirken. Dies schreibe ich auf Rechnung der straffen Lederhaut, die genau entsprechend der Ausdehnung einer Organgruppe beträchtlich verdickt ist, sodass sie etwa die doppelte Dicke besitzt wie in der angrenzenden indifferenten Haut. Die Knospenfollikel erreichen die Lederhaut nicht, sie ragen nur in die aus lockerem Bindegewebe bestehende subepidermoidale Schicht hinein. Diese letztere ist von geringer Dicke. Im Bereich der Sinnesorgangruppe fehlen Hautdrüsen gänz-

lich. Solche finden sich aber wieder in der unmittelbar angrenzenden Haut und zeigen genau den Bau, wie bei andern Anuren. Sie drängen durch ihre grossen Drüsenkörper die straffe Lederhaut weit von der Epidermis ab und verursachen hierdurch eine beträchtliche Verdickung der subepidermoidalen Schicht, in welche sie eingelagert sind. Die straffe Lederhaut zieht in geringer Dicke unter ihnen hin.

Was die Anordnung der linearen Hautsinnesorgangruppen betrifft, so erkennt man auf der Textfigur, dass am Körper auf der Rückenfläche und zwar nahe dem Seitenrande des dorsoventral abgeplatteten Rumpfes zwei Reihen von Linien bestehen: eine mediale, welche aus längsgestellten und eine laterale, welche aus dorsoventral verlaufenden Linien besteht. Diese beiden Linienreihen verlaufen dorsal von der Ansetzstelle der vorderen Extremität uud in der gleichen Weise über die hintere Extremität weg, um gegen den Anus zu konvergieren und hier, aus kleineren Linien bestehend, zu endigen. Nach vorn verläuft die laterale Reihe bis dorsal über den Mundwinkel, die mediale Reihe macht in der gleichen Gegend einen medialwärts verlaufenden Bogen, dessen Konvexität nach vorn sieht und verläuft jederseits nahe von der dorsalen Mittellinie noch nach hinten, hört aber schon im Nacken auf. Am Kopf sind die Liniengruppen ebenfalls in Reihen angeordnet. Supra- und Infraorbitalreihe bilden einen geschlossenen Ring um die Lidspalte. Zwischen beiden Augen finden sich noch Teile des vorderen Endes einer Frontalreihe (ich nenne sie Interorbitalreihen). Ferner besteht eine Supra- und Inframaxillarreihe. Bei der Ansicht von unten findet man ganz gleiche Reihen, wie ich es auf Textfigur 7 u. 8 von Menobranchus abgebildet habe, sowohl am Kopf, wie am Rumpf. Daraus folgt, dass am Rumpf die drei Seitenlinien bestehen. Am Kopf bestehen ebenfalls die Reihen, wie ich sie genauer bei Siredon schildern werde. Nur ist in der Parietal-Frontal-supraorbitallinie eine Trennung eingetreten, sodass die Parieto-Frontallinie sich nicht kontinuierlich in die Supra- und Interorbitalreihen fortsetzt, sondern davon getrennt sind, wie dies die Textfig. 6 zeigt.

Auf diese Gruppenstellung der Hautsinnesorgane bei Dactylethra lege ich den allergrössten Wert und ich werde bei der phylogenetischen Vergleichung der Epidermisorgane darauf zurückkommen.

Von Hautwarzenbildungen, an welchen die Oberhaut durch Entwickelung von Hornzapfen teilgenommen hätte, fand ich nichts bei Dactylethra.

Bufo. B u f o: Unsere einheimischen Bufonen zeichnen sich alle mehr oder weniger aus durch die Ausbildung von Hautwarzen, die besonders mächtig auf der Rückenfläche des Kopfs, des Rumpfs und der Extremitäten entwickelt

sind, aber auch auf der Bauchfläche nicht fehlen. Alle diese Warzen zeigen die Ausbildung einer grossen Koriumpapille und der Epidermisüberzug bildet dann durch stärkere Verhornung einen konischen Hornzapfen aus. Dieselben sind von sehr verschiedener Grösse und lassen keine bemerkenswerten Regelmässigkeiten in ihrer Anordnung erkennen. Hautsinnesorgane, die bei den Larven stets in den bekannten Reihen an Kopf und Rumpf entwickelt sind, erfahren zur Zeit der Metamorphose eine vollkommene Rückbildung, sodass sie nicht etwa zur Entstehung von Hautdrüsen führen. Dagegen sehen wir, wie bei Bufo Tastflecken zum Teil an Stellen der Hautsinnesorgane auftreten, die den gleichen Bau besitzen, wie bei Rana (Taf. V, Fig. 12). Hier ist dies noch von besonderem Interesse, weil daraus sich ergiebt, dass diese Tastflecken nichts mit den Hornwarzen der Haut zu thun haben, da sie neben ihnen und ohne topographische Beziehung zu ihnen bestehen.

Der Verhornungsprozess in der Epidermis spielt sich genau ebenso ab, wie bei Rana. Auch die in die Epidermis eindringenden Züge von glatten Muskelzellbündeln finden sich hier ebenso, ich verweise darüber auf Taf VI, Fig. 1 und 2.

Urodelen. Die Entwickelung der Oberhaut bei Urodelen spielt sich im allgemeinen ebenso ab wie bei Anuren. Schon im zweischichtigen Stadium bei jungen Larven von Triton oder Siredon zeigt sich die oberflächliche Lage mit einem Kutikularsaum versehen. In der tiefen Schicht aber treten jene bekannten Leydigschen Zellen auf, welche als grosse schleimbildende Elemente die benachbarten typischen Epidermiszellen auseinanderdrängen. Sie sind überall in der Oberhaut zerstreut und äusserst zahlreich. Urodelen.

Die ersten Organe, welche in der Epidermis zur Ausbildung kommen, sind die Hautsinnesorgane, welche lange vor den Hautdrüsen entstehen. Sie werden am Kopf zuerst gebildet und breiten sich von da längs den Seitenlinien über den Rumpf nach hinten bis gegen den Schwanz zu aus. Ihre Entwickelungsweise ist bekannt. Unter Andern ist sie von Mitrophanow geschildert worden und ich habe ebenfalls in einer früheren Arbeit darüber berichtet. Am Kopfe bilden sie sich an den Punkten, wo die Hautäste des Facialis und Trigeminus mit dem Ektoderm in Verbindung stehen, am Rumpf entwickeln sie sich mit dem Ram. lateralis vagi.

Sie gehen stets hervor aus Zellen der basalen Epidermislage und ihre erste Bildung beginnt bereits zu einer Zeit, wo die Epidermis noch aus zwei Schichten besteht. Es sind stets scharf begrenzte Bezirke, in welchen die basalen Zellen, eine hohe cylinderische Form annehmend und sehr dicht gedrängt

stehend, knospen- oder plattenförmige Komplexe darstellen, aus welchen die Hautsinnesorgane hervorgehen. Innerhalb dieser Komplexe differenzieren sich zwei Zellenformen, welche bei den Organen der Urodelen stets unterscheidbar sind, die birnförmigen und die fadenförmigen Zellen. Durch diese Unterscheidung ist ihr Bau charakterisiert, man hat ihnen auch verschiedene physiologische Bedeutung zugeschrieben und die birnförmigen Zellen als spezifische Sinneszellen, die fadenförmigen Elemente als Schutzapparate aufgefasst und daher als Stützzellen bezeichnet. An den jungen Anlagen der Hautsinnesorgane kann man stets die Vorgänge der Teilung erkennen, welche darauf hinweisen, dass ihre Vermehrung nicht durch spätere selbständige Neubildung junger Anlagen allein erfolgt, sondern dass diese Gebilde sich aus sich heraus vermehren können. Dies kommt auch bei vielen Urodelen später wieder darin zum Ausdruck, dass die Organe in Gruppen zusammenstehen.

Stets sieht man zum Grund der Organe, schon zur Zeit ihrer ersten Anlage einen Nerven hintreten. Sehr deutlich konnte ich dies bei den Organen am Rumpf erkennen, welche dem Ram. lateral. vagi zugehören.

Die zweischichtige Epidermis wird bei Urodelen durch einfache Vermehrung der basalen typischen Epidermiszellen mehrschichtig. Fadenhaltige grosse Zellen, wie bei Anuren konnte ich hier nicht nachweisen, ebenso wie andererseits die Leydigschen Zellen den Anuren fehlen. Die Leydigschen Zellen der Urodelen vermehren sich sehr stark während des ganzen Larvenlebens, daneben bilden sich aber die Hautdrüsen aus. Es sind nicht fertige Leydigsche Zellen etwa, welche zu Komplexen zusammenliegend die ersten Drüsenanlagen bilden, sondern die Drüsenausbildung findet wie bei Anuren statt, indem die Zellen der tiefen Epidermislagen wuchern und einen Komplex kugeliger Zellen bilden. Die Kerne dieser Zellen sind gross und kugelig, die Plasmakörper zuerst sehr klein. An diesen Anlagen differenziert sich eine äussere Lage von glatten Muskelzellen, wie bei Anuren. Auf die Beziehung zwischen Leydigschen Zellen und Drüsen bleibt noch später einzugehen.

Glatte Muskelzellen, unabhängig von Drüsen, so wie ich sie bei Anuren in unmittelbarer Verbindung mit der Epidermis geschildert und abgebildet habe, konnte ich bei Urodelen nirgends nachweisen.

Man hat die Epidermis von Urodelen nach drei Stadien zu unterscheiden: 1. die Oberhaut der Larven, 2. die Oberhaut erwachsener Perennibranchiaten und 3. die Oberhaut der Caducibranchiaten nach der Metamorphose. Indem ich die Schilderung der Befunde diesen Stadien gemäss bespreche, mache ich die untersuchten Formen jedesmal speziell namhaft.

1. Die Oberhaut der Urodelenlarven.

Die Verhältnisse hier sind wohl bekannt und finden sich bei Triton, Salamandern und Siredon in ganz gleicher Weise, wie ich schon oben andeutete. Niemals finden sich becherzellenartige Schleimzellen, nur die grossen Leydigschen Zellen sind nachweisbar. Während der Larvenperiode nimmt die Stärke der Epidermis zu, und zwar erreicht sie eine Dicke von 4 oder 5 Zellenlagen. Die oberflächlichste Schicht zeigt stets einen Kutikularsaum. Ein Verhornungsprozess tritt noch nicht auf.

Von speziellem Interesse sind für mich die Hautsinnesorgane und die Anlagen der Drüsen. Die Form und Anordnung ihrer Anlagen sind schon öfter geschildert worden (Leydig, Schulze, Mitrophanow u. A.). Von Bedeutung erscheint mir der zeitliche Unterschied in ihrem Auftreten.

Triton, Entwickelung der Hautsinnesorgane.

Triton. Bei den Larven unserer einheimischen Tritonformen finden sich die Anlagen der Hautsinnesorgane der Seitenlinie schon, wenn die Embryonen noch im Ei sind und eine Länge von 4 mm besitzen. Die Embryonen sind noch einfach dorsoventral gekrümmt mit dorsaler Konvexität, Extremitätenstummel fehlen noch. Kiemenbogenwülste werden gerade sichtbar. Dann erkennt man schon eine der späteren Seitenlinie genau entsprechende von der Nackengegend bis zur Körpermitte bestehende Verdickung des Ektoderm. Um diese Zeit ist das Ektoderm bereits zweischichtig und es ist die basale Zellenlage, welche allein die Anlage der Seitenlinienorgane bilden, während die oberflächliche Schicht aus platten Zellen ununterbrochen darüber wegzieht. Die Zellen, welche die Anlage der Sinnesorgane bilden, sind hohe Cylinderzellen mit langovalen Kernen, zuerst ganz gleichartig. Die Anlage ist scharf von der umgebenden Epidermis abgegrenzt, so scharf, dass sie häufig durch einen Spaltraum von den angrenzenden Zellen und vom unterliegenden Gewebe, wenigstens in ihrem hinteren, dem Schwanz zu gelegenen Teile getrennt ist. Der vordere Teil in der Nackengegend hängt stets mit einem unter der Epidermis liegenden soliden Zellenstrang zusammen, welcher die Anlage des Ramus lateralis vagi darstellt. Somit besteht hier sehr frühzeitig bereits ein Stadium, in welchem man klar einen primären Zusammenhang zwischen dem Nerven und seinen peripheren Endorganen erkennt. Wie sich die Weiterentwickelung dieser Organe vollzieht, ist schon durch Mitrophanow bekannt geworden, auch ich bin schon früher darauf eingegangen. Zunächst ist zu konstatieren, dass die streifenförmige Anlage sich nach hinten ausdehnt und zur Zeit, wo die Extremitätenstummel auftreten, bereits die Gegend der Hinterextremität erreicht hat. Eine andere Differenzierung zeigt sich darin, dass zu dieser Zeit, wo die Embryonen 8 mm lang geworden sind, die Anlage nicht mehr einen einheitlichen Streifen darstellt,

sondern dass derselbe in eine Anzahl hintereinander gelegener Teile sich zerlegt hat. Dieselben sind durch kurze Strecken indifferenter Epidermis von einander getrennt. In diesem Stadium bestehen die Anlagen der Hautsinnesorgane nicht mehr aus gleichartigen Zellen, sondern es hat sich eine Differenzierung zu den bekannten zwei Zellenformen herausgebildet, den birnförmigen Sinneszellen und den stäbchen- oder fadenförmigen Stützzellen. Beide Zellenformen liegen unregelmässig untereinander, d. h. die spärlicheren birnförmigen Zellen liegen zerstreut zwischen den Stützzellen. Nun findet eine Sonderung dieser noch streifenförmigen unfertigen Anlagen in einzelne Sinnesorgane von der bekannten meiler- oder hügelartigen Form statt. Auch hier ist zu erkennen, dass diese Sonderung vorn am Nacken beginnt und nach hinten fortschreitet. Am Rücken findet man bei Larven von 1,2 cm Länge, deren Extremitäten schon Zehen entwickelt haben, fertige Endhügel, mit central angeordneten Birn- und peripher gelegenen Stützzellen, während weiter hinten in der Nähe der Hinterextremität mit der Loupe noch feine längliche Flecken erkennbar sind, welche sich auf Schnitten als noch nicht fertig differenzierte Anlagen von Seitenlinienorganen erweisen. Zu allen diesen Organen und Organanlagen kann man in jedem Stadium den Ramus lateralis vagi verlaufen sehen. Er besteht jetzt vorne bereits aus einem Bündel von Nervenfibrillen, noch ohne Markscheide. Von den Fasern treten zu jedem vorderen Endhügel Zweige. An den hinteren noch nicht fertig differenzierten Anlagen erkennt man stets zum Kopfende ein Faserbündel verlaufend, während der Stamm darunter weg zu den nächsten Organen geht, um am Kopfende der hintersten Anlage sein Ende zu erreichen. So verhalten sich die Hautsinnesorgane der Seitenlinie bei Tritonlarven bis zu 2 cm Länge. Von da an treten Verschiedenheiten auf, die auch später als individuelle Ungleichheiten bestehen bleiben.

Bei Durchmusterung einer Anzahl von 50 Larven von Triton alpestris, welche bei einer Länge von 2,5 cm etwa die Hälfte des Larvenlebens hinter sich hatten, fand ich sehr ungleiche Zustände bezüglich der Ausdehnung der Seitenlinie nach hinten. Bei der grösseren Zahl, etwa 30 Exemplaren war nicht nur die hintere Extremität erreicht, sondern die Organe erstreckten sich noch unmittelbar vor derselben in schräg ventral- und schwanzwärts verlaufender Linie gegen die Kloakenöffnung hin, wie dies auf der Textfigur 8 angezeichnet ist. Diese Ausdehnung der Seitenlinienorgane besteht auch späterhin als Norm. Von den andern 20 Exemplaren war bei 13 Stücken die Hinterextremität eben erreicht, die schräg ventralwärts verlaufende Reihe war nicht gebildet. Bei den übrigen 7 Exemplaren hörten die Seitenlinienorgane schon vor der hinteren Extremität auf, bei zweien waren sie nur bis zur Mitte des Körpers jederseits aus-

gedehnt. Diese Verschiedenheiten bringen die Entwickelungsweise dieser Hautsinnesorgane deutlich zum Ausdruck, man erkennt dabei, wie sich dieselben vom Kopf aus nach hinten fortschreitend ausbilden. In diesem Stadium hat die Epidermis bereits einen mehrschichtigen Bau: 4—6 Zellenlagen, mit sehr reichlichen Leydigschen Zellen. Es besteht noch keine Andeutung von Gruppenbildung der Hautsinnesorgane, wie sie später auftritt. Jetzt ist vielmehr die ganze Seitenlinie eine Reihe einzeln stehender Nervenendhügel. So zeigt es sich aber nur bei Tritonlarven. Wir werden sehen, dass sich in Bezug auf die Gruppenstellung der Organe bei Urodelen eine sehr grosse Mannigfaltigkeit nachweisen lässt.

Die Entwickelung der Hautsinnesorgane am Kopf ist eine gleichzeitige mit dem Auftreten der Organe der Seitenlinie. Wir haben auch hier bekannte Reihen zu unterscheiden, auf welche ich später noch genauer eingehen will. Diese Reihen bestehen ebenso wie die Organe am Rumpf noch aus einzelnstehenden Gebilden, nicht aus Gruppen.

Entwickelung der Hautdrüsen.

Die Entwickelung der Drüsen spielt sich in den ersten Stadien genau ebenso ab wie bei Anuren. Da wir bei Urodelen die Leydigschen Zellen ebenfalls als schleimbildende, also Drüsenzellen allenthalben in der Haut verbreitet finden, so liegt die Frage nahe, ob solche Zellen nicht auch die Grundlage, den Ausgangspunkt für die sich nun zum erstenmale entwickelnden mehrzelligen Drüsen darstellen, welche komplizierte Organe bilden. Das ist nicht der Fall. Ich sah niemals, dass von Leydigschen Zellen aus die Bildung von Drüsen erfolgte, ebensowenig wie Hautsinnesorgane eine anatomische Grundlage für sie darbieten. Die ersten Hautdrüsenanlagen traten wie bei Anuren in Reihen am Körper auf. Bei Triton finden sich dorsale und ventrale Längsreihen. Die dorsale liegt jederseits nahe bei der dorsalen Mittellinie und erstreckt sich über die ganze Länge des Schwanzes nach hinten. Die ventrale liegt medial von der unteren Seitenlinie der Sinnesorgane und stellt nicht eine einfache Längsreihe, sondern eine längs verlaufende Flur von Drüsenanlagen dar, ähnlich, wie ich es bei Anuren schilderte. Die Anlagen der Drüsen treten erst in der zweiten Hälfte des Larvenlebens auf, also viel später, als die Anlagen der Hautsinnesorgane, zu einer Zeit, wo letztere schon auf der Höhe ihrer Ausbildung stehen. Auch hier ist ihre erste Anlage von der Anlage der Hautsinnesorgane klar und deutlich unterscheidbar durch die Form der sie zusammensetzenden Zellen. Man hat eine erste indifferente Drüsenanlage zu unterscheiden, welche aus gleichartigen kugeligen Zellen mit ebensolchen Kernen besteht. Diese gehen durch Vermehrung aus den Elementen der basalen Epidermisschicht hervor. Eine jede Drüsenanlage ist von vorn herein etwas in

sich Abgeschlossenes. Die Organe bilden sich nicht wie die Hautsinnesorgane der Seitenlinie aus grösseren einheitlichen Anlagen, die sich nachträglich zerteilen. An dieser indifferenten Drüsenanlage bildet sich eine Differenzierung heraus, welche zur Sonderung von glatten Muskelzellen und sekretorischen Drüsenzellen führt, in gleicher Weise, wie bei Anuren. Dies tritt gleichzeitig mit dem Tiefenwachstum der Drüsenanlage auf. Das ganze kugelige Organ rückt in die Tiefe gegen das unterliegende Bindegewebe vor, ist aber von demselben und einer zuweilen schon nachweisbaren Basalmembran getrennt durch einen Spaltraum, der bis gegen die oberflächlichen Epidermiszellen sich erstreckt. Letztere, mit Kutikularsaum versehen, ziehen glatt über die Drüsenanlage weg, daraus erhellt, dass noch kein Ausführgang besteht. Wenn die Drüse nun in die Tiefe rückt, so erkennt man als ihre periphere Zellenlage seitlich spindelförmige, vom unteren Ende der Drüse abgeplattete Elemente, die Anlage der Drüsenmuskelzellen, welche das Organ gegen den Lymphspaltraum abgrenzen und jenseits des Spaltraumes befindet sich erst die Basalmembran der Epidermis. Daraus erhellt, dass auch hier die Muskelzellen direkte Derivate der Epidermis darstellen. Nach innen von denselben findet man die noch kleinen sekretorischen Drüsenzellen, welche noch grosse kugelige Kerne und kleine Zellkörper besitzen. Alsdann nehmen die Drüsenanlagen dadurch beträchtlich an Grösse zu, dass ihr Plasmakörper durch Bildung von Exkrettröpfchen anschwillt. Von vorn herein tritt nicht Exkret verschiedener Qualität auf, insofern bald glashelle Schleimzellen sich ausbildeten, bald Zellen mit fein körnigem Inhalt entständen: vielmehr, und dies scheint mir von grosser Bedeutung, bilden die zuerst auftretenden Drüsen stets nur körniges Exkret in ihren Zellen aus, niemals glashellen Schleim, der vielmehr nur in den Leydigschen Zellen der Oberhaut nachweisbar ist. Ein Ausführgang besteht dann noch nicht. Im Gegenteil sind viele Drüsen ganz von der überziehenden Epidermis abgelöst, liegen als völlig geschlossene Kugeln in der subepidermoidalen Schicht zwischen Oberhaut und dem straffen Korium. Die Ausbildung der Hautdrüsen erstreckt sich über einen langen Zeitabschnitt. Bei einem Triton, der gerade die Metamorphose überstanden hat, findet man Drüsen in allen Stadien der Entwickelung. Sie beschränken sich dann nicht mehr auf die oben angeführten Fluren, sondern von diesen aus haben sie sich allmählich über den ganzen Körper verbreitet, und auch auf den Extremitäten zeigen sie sich in dichter Anordnung. Bei Triton kann man aber während voluminöserer Ausbildung der Drüsen an den betreffenden Bezirken die Anordnung in Fluren deutlich nachweisen.

Zur Zeit der Metamorphose spielen sich Vorgänge in der ganzen Epidermis der Tritonen ab, welche zu einem völligen Schwund der Leydigschen

Zellen führen. Diese Zellen werden nicht abgestossen, aber auch nicht zum Aufbau von Drüsen benützt. Ihr Schleim wird vielmehr resorbiert und damit erhält die Epidermis ein sehr charakteristisches Aussehen, sie wird höckerig, chagrinartig. Es ist dies die Folge des Zusammenschrumpfens der zahlreichen Leydigschen Zellen in den tiefen Epidermislagen. Damit senken sich an den entsprechenden Punkten die Zellen der oberflächlichen Lage in die Tiefe und so entstehen Höcker und Vertiefungen unregelmässiger Art. Unter dem Einfluss der Luft trocknen alle Epidermiszellen beträchtlich ein und es wird die Oberhaut dadurch sehr unscheinbar, besitzt eine sehr geringe Dicke. Nun treten auch Veränderungen an den Drüsen auf. Während der Larvenzeit bestanden ausschliesslich Drüsen, deren grosse Zellen ein körniges Exkret führten. Jetzt bilden sich unter den zahlreichen sich weiter entwickelnden Drüsen solche aus, deren Zellen kleiner bleiben. Diese stellen gleichwohl bald grosse Blasen dar, weil das Lumen sehr weit ist. Die Zellen werden glashell, ihr kleiner meist kugeliger, zuweilen ein wenig abgeplatteter Kern liegt basal. Der Zellkörper öffnet sich weit ins Lumen. Bei diesen erst zur Zeit der Metamorphose sich entwickelnden Drüsen kommt es ebenso wie bei den früher angelegten Drüsen sekundär zur Bildung eines Ausführgangs durch Durchbruch. Dabei spielt das im Lumen sich sammelnde Exkret eine Rolle. Es schiebt sich zwischen die deckenden Epidermiszellen hinein und drängt sie auseinander. So entspricht der spätere Ausführgang anatomisch erweiterten Intercellularlücken. Bei sämtlichen, also auch bei den kleinen Schleimzellen entwickelnden Hautdrüsen bildet sich die bekannte glatte Muskelzellenlage an der Peripherie eines jeden einzelnen Organes aus und diese Elemente liegen stets innerhalb der die Epidermis gegen das unterliegende Bindegewebe abgrenzenden Basalmembran. Hierdurch bleibt auch später die Abstammung dieser Muskelzellen von der ursprünglich indifferenten epithelialen Drüsenanlage deutlich erkennbar.

Die Ausbildung weiterer Epidermisorgane fällt in eine spätere Zeit, nach der Metamorphose. Es sind das vor allem die Höcker- und Warzenbildungen, Tastflecken. Davon bei Besprechung der erwachsenen Tritonen.

Salamandra: Von diesen habe ich nur ausgetragene Embryonen untersucht. Solche zeigen eine fast durchweg noch zweischichtige Epidermis mit reichlichen Leydigschen Zellen in der basalen Zellenlage, während die oberflächliche Zellenschicht Kutikularsaum besitzt. Salamandra.

Hautsinnesorgane finden sich ebenso wie bei Tritonlarven von 2 cm Länge. Der Unterschied gegen Tritonlarven besteht darin, dass noch weniger Zellschichten da sind, Drüsenanlagen bestehen noch nicht. Es mag dies die

naturgemässe Folge davon sein, dass hier bei den in den Eileitern entwickelten Embryonen durch das Fehlen des irritierenden Einflusses des äusseren Mediums eine reichlichere Vermehrung der Epidermiselemente nicht eintritt.

Auch bei älteren Larven von Salamandra finden sich noch keine reichlicheren Drüsenanlagen in der Haut. Die Hautsinnesorgane sind mächtig ausgebildet.

Die ersten Drüsenanlagen, welche auftreten, sind die später so mächtigen Parotiden am Kopf und die beiderseits von der dorsalen Mittellinie über den ganzen Rücken und Schwanz in je einer Längsreihe angeordneten Drüsen.

Ihre erste Anlage stimmt ganz mit den bei Rana und Triton geschilderten Verhältnissen überein. Dann nehmen aber sehr rasch die Rückendrüsen enorm an Volumen zu und bilden sich zu grossen kugeligen kompakten Gebilden aus. Dieselben treten besonders am Schwanz, wo die Muskulatur nicht so mächtig entwickelt ist und der hohe Schwanzsaum aus embryonalem Bindegewebe bestehend sich zeigt, sehr auffallend hervor. Hier wurden sie schon von Leydig früher beschrieben. Diese Kugeln sind am lebenden Tier leicht mit der Loupe erkennbar und entbehren anscheinend gänzlich eines Zusammenhangs mit der Epidermis. Auf Schnitten erkennt man, dass diese Gebilde ganz kompakt sind, eines Lumens völlig entbehren und in ihrer Hauptmasse aus reichlichen grossen Zellen mit grossen kugeligen Kernen bestehen. Auch hier findet man in peripherer Anordnung bereits die glatten Muskelzellen in einfacher Lage vorgebildet. Die kugeligen Drüsenanlagen sind der Epidermis mit einem ganz kleinen Teil ihrer Oberfläche dicht angeschlossen, auch ist der Bezirk der Oberhaut, wo sie anliegen, different von der angrenzenden Epidermis, insofern hier Leydigsche Zellen, die sonst sehr reichlich ausgebildet sind, gänzlich fehlen. So wenig wie ein Lumen in dem Drüsenglobus besteht, so wenig ist die Andeutung eines Ausführgangs zu erkennen.

Im Gegensatz zu diesen grossen Rückendrüsen bleiben die Parotiden sehr klein und unscheinbar und auch am Rumpf sind ihre Anlagen lange nicht so voluminös wie am Schwanz. Warum diese Organe am Schwanz in der Entwickelung so vorauseilen, vermag ich nicht anzugeben.

Die weiteren Drüsenanlagen treten erst ganz kurz vor dem Eintritt der Metamorphose auf. Es ist wichtig, sie völlig von den Hautsinnesorganen zu trennen. Bei Triton, wo diese Organe die Metamorphose überdauern und ins Landleben mit übernommen werden, ist dies leicht. Man erkennt jederzeit, auch während der Metamorphose, die Hautsinnesorgane unverändert zwischen den reichlich entwickelten Drüsenanlagen angeordnet. Es wird demnach hier

niemals ein Zweifel entstehen können, dass die Drüsenanlagen etwas von den Hautsinnesorganen völlig Verschiedenes sind. Bei den meisten Anuren und bei Salamandra aber erleiden die Hautsinnesorgane gerade zur Zeit der Metamorphose, also wenn die Hautdrüsen sich kräftig zu entwickeln beginnen, eine völlige Rückbildung. Hier hat man darauf zu achten, ob nicht etwa die sich rückbildenden Hautsinnesorgane unter einem Funktionswechsels und der Ausbildung bestimmter Elemente zu Hautdrüsen sich umgestalten und als solche erhalten bleiben. Eine Berechtigung diese Frage aufzuwerfen besteht zweifellos. Sie ist früher auch von Leydig stets hervorgehoben worden. Ich habe in einer letzten Mitteilung auch auf diese Möglichkeit hingewiesen. Die hier zu berücksichtigenden Verhältnisse stellen sich nun folgendermassen dar: An den Hautsinnesorganen der Salamanderlarve unterscheidet man zwei Zellenformen: birnförmige centralangeordnete spezifische Sinneszellen und stäbchen- oder fadenförmige periphere Schutzzellen. Letztere sind zweifellos befähigt in ihrem langgestreckten Zellenkörper Schleim zu bilden und denselben an der freien Oberfläche abzugeben, wo er dann die freien Enden der zarten Sinneszellen gegen mechanische oder chemische Insulte von seiten des umgebenden Mediums schützt. Es sind demnach exkretorische Zellen in einem solchen Sinnesorgan vorhanden. In ihrer exkretorischen Funktion liegt ein Teil ihrer Betätigung als Schutzzellen für die spezifischen Sinneszellen. Diese kann man sogar als den Grund ihrer Ausbildung auffassen. Wenn nun zur Zeit der Metamorphose die spezifischen Sinneszellen eine Rückbildung erleiden, so hat man nicht zu vergessen, dass die exkretorischen Schutzzellen mit der Thatsache der Bildung eines Exkretes schon eine Bedeutung erhalten haben, welche über den Schutz der Sinneszellen hinausgeht und bereits dem Organismus im ganzen zu Gute kommt. Diese Bedeutung brauchen sie auch nicht zu verlieren, wenn die spezifischen Sinneszellen eine Rückbildung erleiden und sie könnte der Grund sein, dass an Stelle eines Hautsinnesorganes aus einem Teil seiner Elemente eine Hautdrüse sich entwickelte. Es würde sich dabei zugleich ein Funktionswechsel vollziehen, insofern nach Wegfall der die Sinnesfunktion bedingenden Elemente ursprünglich einer Nebenfunktion dienende Zellen nun eine ausschliessliche Bedeutung erhielten. Dieser entsprechend käme es zur Ausbildung eines Drüsenorgans.

Ich habe infolge dieser Überlegungen genau auf die Vorgänge bei der Rückbildung der Hautsinnesorgane bei Salamandra geachtet und bin zu dem Schlusse gekommen, dass Drüsen sich aus denselben nicht entwickeln, dass die Hautsinnesorgane vielmehr während der Metamorphose vollkommen verschwinden. Zur Zeit, wo die Leydigschen Zellen in der Epidermis durch Eintrocknen und Resorption ihres Schleims rückgebildet werden, verkümmern auch die Ele-

mente der Hautsinnesorgane und zwar ebenso die Stützzellen als die Sinneszellen. Es ist dies auch verständlich, wenn man bedenkt, dass die unabhängig von den Hautsinnesorganen sich entwickelnden Hautdrüsen dem Bedarf an Exkretionsorganen der Haut vollkommen genügen, sodass eine Heranziehung der Elemente der Hautsinnesorgane hierfür nicht mehr notwendig ist. Auch wäre nicht ersichtlich, wie an den Hautsinnesorganen nun sich die stets an Drüsen nachweisbare glatte Muskelzellenlage bilden sollte.

Wie gesagt, treten die Mehrzahl der Hautdrüsenanlagen erst zur Zeit unmittelbar vor der Metamorphose auf, als lokale Wucherungen der basalen Epidermisschicht und es ist jede Drüsenanlage von vornhererein etwas für sich Abgeschlossenes, Teilungen kommen nicht vor. Die Drüsen bilden sich ebenso wie bei Triton und in Bezug auf die Bildung von Drüsenzellen verschiedener Qualität finde ich ebenfalls das Gleiche wie dort, d. h. so lange die Leydigschen Zellen in der Epidermis bestehen, findet man ausser noch indifferenten Drüsenanlagen nur solche, deren gross ausgewachsene Zellen ein körniges Exkret enthalten. Erst nach der Metamorphose, wenn die Leydigschen Zellen verschwunden sind, differenzieren sich aus indifferenten jungen Drüsenanlagen solche Organe mit glashellen Schleim liefernden Zellen. Leydigsche Zellen werden niemals zum Aufbau von Drüsenorganen verwendet.

Die Ausführgänge sämtlicher Drüsen sind späte Neubildungen, die erst, wie bei Triton ausgeführt, durch das im Lumen sich sammelnde Exkret gebildet werden. Das Exkret, dessen Bildung auch erst ein Lumen im Drüsenglobus bedingt, wird bei den Körnchenzellen enthaltenden Drüsen durch Zugrundegehen der gefüllten Drüsenzellen frei. Bei den Drüsen, welche einen glashellen Schleim liefern, wird das Exkret von den bestehen bleibenden Drüsenzellen längere Zeit hindurch abgegeben. Das Exkret, auf die eine oder andere Weise entstanden, dringt zwischen die Zellen der die Drüsenanlage überkleidenden oberflächlichen Epidermisschicht ein und quillt, sie auseinander drängend, zur freien Oberfläche vor. Auch hier hat also der Drüsenausführgang anatomisch zuerst die Bedeutung erweiterter Intercellularlücken.

Siredon. Siredon: Über die Entwickelung der Haut von Siredon kann ich nur Weniges hinzufügen, da die Verhältnisse hier mit den Vorgängen bei Triton und Salamandra übereinstimmen. Da Siredon bei uns selten zur Metamorphose kommt, mithin als Perennibranchiatenform lebt, zeigen sich auch schon früh bei ihm Besonderheiten, welche in dieser Lebensweise ihre Begründung finden dürften. Dies betrifft die Leydigschen Zellen und die Drüsenbildung. Bei Siredon-

larven von 2 cm Länge bestehen noch gleiche Verhältnisse, wie bei Salamanderlarven von entsprechendem Alter. Bei Siredon von 3 cm Länge dagegen findet man eine meist vierschichtige Epidermis, die eine beträchtliche Dicke besitzt. Dies ist die Folge von ungemein reichlich ausgebildeten Leydigschen Zellen, die in zwei Lagen übereinander geschichtet sind. Von Drüsenanlagen findet sich noch nirgends eine Spur. Bei Salamanderlarven von entsprechendem Stadium sind die Leydigschen Zellen in der meist dreischichtigen Epidermis spärlich vorhanden, während eine reichliche Entwickelung von Hautdrüsen bereits nachweisbar ist.

Leider fehlen mir Stadien von Siredon, in welchen die Drüsenentwickelung in der Haut gerade beginnt, die Haut der älteren mir zu Gebote stehenden Exemplare besitzen schon reichlich gebildete Drüsen. Vermag ich demnach nicht genau das Stadium bei Siredon anzugeben, in welchem die Drüsenbildung beginnt, so kann ich doch in betreff der Art ihrer Ausbildung anführen, dass sie sich genau wie bei Triton und Salamandra entwickeln. Bei Siredon von 9 cm Länge bestehen Drüsenanlagen in allen Entwickelungsstadien. Aber auch bei den am voluminösesten ausgebildeten Drüsen sind Ausführgänge noch nicht gebildet. Die Drüsenzellen haben meist körnigen Inhalt. Daneben bestehen in der Haut sehr reichlich verbreitet Leydigsche Zellen. Dieses Stadium entspricht einem Alter, in welchem Salamander die Metamorphose bereits lange hinter sich haben. Bei diesen fehlen Leydigsche Zellen schon gänzlich, alle Hautdrüsen besitzen Ausführgänge und liefern verschiedenartiges Exkret. Wir sehen demnach wie hier unter dem Einfluss des länger bestehen bleibenden Wasserlebens sich ein larvaler Zustand der Haut bei Siredon im Gegensatz zu Salamandra erhält und dies mag der Grund dafür sein, dass auch die ontogenetische Ausbildung eine modifizierte ist derart, dass einerseits die Leydigschen Zellen eine viel reichlichere Ausbildung erfahren, andererseits die Entwickelung der Hautdrüsen verzögert ist.

Hautsinnesorgane: In betreff der Hautsinnesorgane von Siredon finde ich in der ersten Entwickelung, die schon bei Embryonen von 5 mm Länge eintritt, die gleichen Verhältnisse, wie bei Triton. Die Organe der Seitenlinie bilden sich von vorne nach hinten fortschreitend aus. Man hat bekanntlich drei Seitenlinien zu unterscheiden, eine obere (dorsale), mittlere (laterale), und untere (ventrale). Wie die laterale Seitenlinie ihre einzelnen Organe durch Ausdehnung einer einheitlichen Anlage und Zerklüftung derselben entstehen lässt, so sehe ich bei älteren Siredons, die noch keine Hautdrüsen entwickelt zeigen, dass an den

Hautsinnesorgane.

Einzelorganen der Seitenlinie Vermehrungsvorgänge in ähnlicher Weise, aber in anderer Richtung auftreten. Man übersieht dies am besten an Totalquerschnitten durch den Körper. In regelmässigen Abständen trifft man bei einem Siredon von 3 cm Länge die Organe der Seitenlinie und ich finde in der vorderen Körperhälfte niemals nur ein Organ, sondern ganz konstant drei Organe dorsoventral übereinander liegen, doch so, dass sie sich mit ihren äussersten Stützzellen unmittelbar berühren. Sie zeigen alle drei den gleichen Bau und bedingen eine leichte Prominenz an der freien Oberfläche der Haut, während die Basalfläche der Epidermis ganz glatt unter ihnen wegzieht. Eine Tieflagerung dieser Organe ist demnach noch nicht eingetreten.

Man findet leicht die drei Organe auf einem Körperquerschnitt und zwar ein Schnitt zeigt sie alle median durchschnitten, während ein Schnitt davor und einer dahinter noch Tangentialschnitte der Organe enthalten, weiter davor oder dahinter gelegene Schnitte zeigen nichts mehr von Hautsinnesorganen, bis nach einer grösseren Serie von Schnitten die folgende Organgruppe erscheint. Hieraus ergiebt sich, dass die Seitenlinie, und zwar betrifft dies die dorsale und laterale in gleicher Weise, nicht mehr aus einzeln gestellten Organen besteht, sondern aus Gruppen von solchen und diese zeigen eine charakteristische Anordnung. Während bei der ersten Ausbildung eine Längsreihe am Körper bestand, lässt nun jedes einzelne Organ durch Teilung eine Querreihe, dorsoventral verlaufend, hervorgehen. Dass jede Reihe aus einem embryonalen Organ sich entwickelt, ergiebt sich erstens aus dem Befund früherer Stadien und zweitens aus dem Verhalten der weiter gegen den Schwanz gelegenen Seitenlinienorganen des vorher besprochenen Exemplares. Noch bei Siredon von 1,5 cm Länge findet man auf einem Körperquerschnitte der gleichen Gegend an Stelle der drei dorsoventral übereinander gelegenen Hautsinnesorgane ein einziges solches, an dessen dorsalem und ventralem Rande langgestreckte Zellen sich finden, welche noch als embryonal indifferente Zellen der Sinnesorgananlagen zu deuten sind.

Untersuchen wir hintere Körperquerschnitte des oben genannten Siredon von 3 cm Länge, so finden wir ein Bild, welches zeigt, dass am dorsalen und ventralen Rand der Anlage des Hautsinnesorganes sich je eines weiteres ausbildet. Das Bild stellt sich so dar, dass man ein in der Mitte gelegenes wohlentwickeltes Hautsinnesorgan erkennt, das central ausgebildete Birnzellen besitzt. Diese reichen bereits zur freien Oberfläche hin, funktionieren also schon. An die Birnzellen grenzen differenzierte fadenförmige Stützzellen und diese gehen dorsal- wie ventralwärts in Cylinderzellen über, die dicht gestellt, gegen die angrenzende Epidermis scharf abgegrenzt sind und der basalen Epidermisschicht zugehören. Über dieselben ziehen die Zellen der oberflächlichen Epidermislage glatt weg.

Die basalen Cylinderzellen befinden sich demnach in dem für die Sinnesorgane noch indifferenten Zustande, wie ich ihn schon bei Triton geschildert habe. Aus ihnen differenzieren sich birn- und fadenförmige Zellen, und so entsteht aus einer Anlage eine Gruppe von Hautsinnesorganen. Ich bitte dabei zu beachten, dass ein mittleres Organ sich zuerst voll ausbildet und dann zu beiden Seiten von diesem gleiche Organe zur Entwickelung kommen, welche aus dem gleichen Mutterboden hervorgehen. Die beiden sich später entwickelnden Organe sind aber von völlig gleichem Bau und gleicher Grösse, wie das zuerst gebildete. Dies zeigte sich bei dem zuerst geschilderten Bilde auf dem Querschnitt durch die vordere Körperhälfte eines Siredon von 3 cm Länge. Ich habe diesen Vorgang genau geschildert, weil er mir in mehrfacher Beziehung von grosser Bedeutung erscheint. Erstens zeigt er wie eine Vermehrung der Hautsinnesorgane nicht nur ganz früh embryonal durch Teilung aus einheitlichen Anlagen entsteht, sondern er führt dies auch weiter und lässt erkennen wie die erste Weitervermehrung durch Anbildung und Zerlegung grösserer Anlagen sich bilden. Endlich erkennt man, dass schon frühzeitig infolge dieser Bildungsweise Gruppenstellungen der Organe ganz naturgemäss zustande kommen. Es spielt auch hier schon von vornherein die Gruppe von drei Organen eine Rolle, denn ich konnte sie bei Siredon mit grosser Regelmässigkeit nachweisen. Die Organe, die zuerst sehr dicht zusammen liegen, rücken mehr und mehr auseinander. Das ist die Folge des Gesamtwachstums des Organismus. Infolge der Gesamtausdehnung der Haut werden die einzelnen Organe von einander entfernt und zwischen denselben ist indifferente Epidermis eingeschoben.

Erwachsene Urodelen: Wenn ich zunächst die Perennibranchiaten betrachte, so liefern mir Siredon, Menobranchus und Cryptobranchus interessante Befunde. Ich beschränke mich hier auf die wesentlichen Punkte. Erwachsene Urodelen.

Siredon zeigt auch an den ältesten mir zu Gebote stehenden Exemplaren in der vielschichtigen Epidermis verbreitet die Leydigschen Schleimzellen, doch nicht sehr reichlich. Daneben findet man stets zahlreiche Drüsen in der Haut ausgebildet. Diese Drüsen sind verschiedener Art. Man kann dorsale und ventrale paarige Fluren grosser Drüsen unterscheiden, zwischen welchen auch kleinere solche nachweisbar sind. Die meisten der grossen Drüsen sind kompakt und mit körnchenhaltigen Zellen erfüllt, während die kleinen Drüsen ein weites Lumen besitzen und mit kleinen glashellen Schleimzellen ausgekleidet sind. Viele von diesen Drüsen, auch wenn sie eine weite Lichtung besitzen, entbehren des Ausführganges, bei manchen ist aber ein solcher mit Sicherheit nachweisbar. Im Siredon.

ganzen ergiebt sich daraus, dass der Apparat der Hautdrüsen hier auf einer niederen Stufe stehen bleibt, einen larvalen Charakter behält, in Anpassung an die Lebensweise im Wasser. Exkrete sind in den Zellen deponiert, lange Zeit ehe diese abgestossen werden. Stets findet man aber, besonders bei Drüsen von jugendlichem Charakter, in deren Drüsenzellen noch kein Exkret abgelagert ist, an der Peripherie die Anlage einer glatten Muskelzellenlage. Die Epidermis von allen Exemplaren zeigt ein mehrschichtiges oberflächliches Stratum corneum, die Zellen seiner oberflächlichsten Lage besitzen aber stets einen deutlichen Kutikularsaum, mit den schon öfters angeführten beiden Teilen, einem tiefen dicken gestrichelten und einem sehr feinen oberflächlichen homogenen.

Die Hautsinnesorgane bei Siredon zeigen sich in bekannter Anordnung. Am Kopfe hat man 1. eine am obersten Kiemenbüschel beginnende Frontalreihe zu unterscheiden, die sich als Supraorbitalreihe nach vorn über das Auge fortsetzt und bis zum Nasenloch verläuft, das sie meist in zwei Ausläufern umgreift. Diese Reihe gehört dem Facialisgebiet zu (R. ophthalmicus superficialis [Strong]). Ferner unterscheidet man 2. eine obere und 3. eine untere Temporalreihe. Die obere, am zweiten Kiemenbüschel beginnend, setzt sich nach vorn als Infraorbitalreihe fort und endigt, sich mehrfach teilend, in der Oberlippe. Sie gehört ebenfalls dem Facialisgebiete zu (R. buccalis [Strong]). Die untere Temporalreihe beginnt am hinteren Operkularrand unter dem dritten äusseren Kiemenbüschel und verläuft bogenförmig nach unten zur Unterlippe als Inframaxillarreihe, wo sie ebenfalls mehrfach geteilt endigt. Diese Reihe gehört dem Ram. mentalis des Facialis zu. Endlich beginnt 4. eine Operkularreihe gerade unter der unteren Temporalreihe unmittelbar vor dem freien Operkularrande und verläuft längs des Randes eine Strecke weit herab, um sich mehrfach zu teilen und ihre verschiedenen Schenkel hintereinander ventralwärts und nach vorne zur unteren Halsgegend zu senden, wo sie nahe der Mittellinie mit den andersseitigen nach vorne konvergierend enden. Diese Reihe gehört zu dem Vagusgebiete.

Ausser diesen Reihen am Kopfe bestehen die bekannten drei Seitenlinien am Rumpfe: 1. eine obere, dorsale, deren Organe etwas lateral von der Basis des dorsalen Flossenraums sitzen. Diese Reihe erstreckt sich bis auf den Schwanz nach hinten, sie beginnt medial von dem obersten Kiemenbüschel im Nacken. 2. Die mittlere (laterale) eigentliche Seitenlinie beginnt hinter dem Operkularrande und verläuft genau an der Grenzlinie zwischen dorsaler und ventraler Rumpfmuskulatur nach hinten bis zur Schwanzwurzel. 3. Die untere (ventrale) Seitenlinie trennt sich gleich hinter dem Operkularrande von der lateralen und verläuft ventralwärts die Ansatzstelle der vorderen Extremität jederseits in einem

gegen die ventrale Mittellinie konvexen Bogen umgreifend, dann geradlinig weiter nach hinten, wo sie vor der hinteren Extremität schräg ventralwärts und nach hinten gegen die Kloake zu verlaufen, um vor der letzteren mit der anderseitigen Reihe konvergierend zu endigen.

Die laterale und ventrale Seitenlinie gehört dem Ramus lateralis vagi zu. Ob auch die dorsale Seitenlinie vom Vagus ihre spezifischen Sinnesnerven erhält, vermag ich nicht mit Sicherheit anzugeben.

Über alle diese Reihen von Hautsinnesorganen, sowohl vom Kopf als auch vom Rumpfe ist in gleicher Weise noch anzuführen, dass sie nicht regelmässige Linien einzeln gestellter Organe darstellen, sondern, dass diese Linien mehr schmalen Fluren gleichen, indem die Organe unregelmässig zerstreut darin liegen. Dieselben stehen zum Teil einzeln, zum Teil liegen sie in Gruppen zusammen. Dieselben sind aber unregelmässig. Bald liegen die Organe einer Gruppe zu 3—5 auf einem kleinen rundlichen Bezirk und sind durch indifferente Epidermis von einander getrennt, bald stossen sie dicht zusammen, bis zur Berührung ihrer Deckzellen. Sehr häufig bilden zwei oder mehr Organe gleichsam einen Follikel, indem ihre centralen birnförmigen Sinneszellen in einer gemeinsamen grübchenförmigen Vertiefung die freie Oberfläche der Epidermis erreichen. Aus Vergleichung mit den geschilderten embryonalen Vorgängen ergiebt sich hieraus, dass diese zu einer Gruppe vereinigten Organe aus einer einheitlichen Anlage hervorgegangen sind.

Der Bau der Hautsinnesorgane ist durchweg der gleiche, wie er bei allen Urodelenlarven, bei erwachsenen nach der Metamorphose, wo sie überhaupt erhalten bleiben, sowie bei Perennibranchiaten und Derotremen, besteht. Unterschiede finden sich nur hinsichtlich der Grösse dieser Organe, d. h. der Zahl der Sinneszellen und Stützzellen und ferner, das ist freilich ein für mich bedeutungsvoller Unterschied, hinsichtlich der Art ihrer Einlagerung in die Epidermis. Sie liegen nämlich bei dem gleichen Exemplar bald oberflächlich in der glatten Oberhaut, derart, dass die Basalmembran, abgesehen davon, dass sie vom spezifischen Sinnesnerven in der Mitte des Organs durchbohrt wird, doch ganz eben unter dem letzteren hinwegzieht. Andere Organe sind in die Tiefe gesenkt und bilden einen Follikel, in dessen Grund das Sinnesorgan liegt. Diese Verschiedenheit ist ganz unregelmässig, sodass in einer Gruppe von Organen z. B. ein Teil derselben oberflächlich, ein Teil tief gelagert ist. Man kann sich wohl eine Vorstellung davon machen, wie diese Verschiedenheit aufzufassen ist, wenn man bedenkt, dass bei Embryonen und Larven stets nur oberflächlich angeordnete Hautsinnesorgane gefunden werden. Bei alten Tieren sind oberflächlich gelagerte Organe junge Gebilde, die noch keinen Winterschlaf durch-

Bau der Organe.

gemacht haben, die tief gelagerten sind ältere Organe, die schon ein- oder vielleicht mehrmals überwintert haben. Darüber später, bei anderen Formen mehr.

Bei dem Aufbau der Organe finde ich stets zwei verschiedene Zellformen als integrierende Bestandteile beteiligt, dazu kommt bei Individuen, welche die erste Larvenzeit hinter sich haben, noch eine dritte Zellform, die von da an ebenso konstant nachweisbar ist. Indem ich jetzt genau den Bau eines solchen Organes schildere, bemerke ich nochmals, dass derselbe bei allen Amphibienformen, die ich darauf hin untersucht habe, der gleiche ist, ich werde mich später stets auf diese Schilderung beziehen:

Als den wesentlich sensoriellen Teil einer Sinnesknospe betrachte ich eine Gruppe im Centrum des kegel- oder knospenförmigen Sinnesorganes gelegener birnförmiger Zellen, deren Kern stets gross und kugelrund ist und in der Tiefe liegt, in dem durch ihn angeschwollenen basalen Teil der Zelle. Der Kern zeigt stets eine sehr grosse Anzahl verschieden grosser Chromatinkörner, zwischen welchen ein besonderes Kernkörperchen nur sehr selten nachweisbar ist. Der Zellkörper verjüngt sich gegen die freie Oberfläche der Epidermis zu und erreicht dieselbe immer, indem er horizontal abgeschnitten erscheint, hier trägt er (wenn die Organe gut konserviert sind, ist dies immer erkennbar) einen kurzen leicht konischen Stift, der über die freie Oberfläche hervorragt. Nach der Tiefe setzt sich der birnförmige Zellkörper in einen feinen fadenförmigen Fortsatz fort, der bis zur Basis der Epidermis als der Zelle zugehörig verfolgbar ist. Hier verbindet er sich mit dem zu dem Bogen tretenden Achsencylinder eines spezifischen Sinnesnerven. Die Birnform ist entweder eine kurze gedrungene, oder sie ist länger gestreckt, je nachdem der Kern höher oder tiefer liegt. Da meist mehrere, 4—20 solcher Zellen, in dem Centrum eines Organes liegen, müssen sie sich in einander schieben und so liegt der eine Kern höher, der andere tiefer. Die Struktur des Plasmakörpers dieser Zellen ist sehr verschieden. Im allgemeinen ist das Plasma hell, oft erscheint es ganz homogen, sehr häufig tritt eine feine Wabenstruktur auf, welche in Form eines feinen Fadennetzes sichtbar ist (bei Tritonlarven fand ich öfters in dem Plasmakörper dieser Zellen mehrere schwarzbraune Pigmentkörner von verschiedener Grösse). Zwischen diesen birnförmigen Zellen treten nicht allzu selten kleine Rundzellen mit kleinem kugeligen, sehr dunkel und homogen gefärbten Kern auf, welche ich auch zweimal an der freien Oberfläche des Organs austreten sah. Dass dies nicht etwa Rückbildungserscheinungen sind, ergiebt sich daraus, dass solches sich bei einem ganz jungen Siredon von 1,7 mm Länge in einem ganz normal gebildeten Organ fand. Solche Zellen kann ich nur als lymphatische Zellen auffassen, die vom unterliegenden Gewebe eingedrungen sind und keinen integrierenden Teil des

Sinnesorgans darstellen. Dass solche Elemente gerade hier unter Umständen durchtreten, mag darin seinen Grund haben, dass erstens die Basalmembran durch den eintretenden Nerven unter den Birnzellen durchbrochen ist, hier also für etwa eindringende fremde Elemente ein locus minoris resistentiae ist. Dazu kommt, dass die birnförmigen Zellen sehr zarte und nachgiebige Elemente sind, so dass Lymphzellen zwischen ihnen hindurch zur freien Oberfläche treten können, ohne irgend welche Zerstörungen an den weichen nachgiebigen Zellen zu machen.

Die birnförmigen Zellen, welche einen ganz abgeschlossenen, scharf begrenzten, centralen Bezirk des Sinnesorganes bilden, sind so angeordnet, dass sie bei geringer Zahl (4—10 Zellen) ein im Querschnitt durch das Organ kreisrundes Feld darstellen. Wenn es mehr Zellen sind (10—20 und mehr), so erscheint der ihnen entsprechende Bezirk auf dem Querschnitt durch ein Organ lang oval.

In unmittelbarem Anschluss an die centralen birnförmigen Zellen findet sich die zweite Form, die peripheren, faden- oder stäbchenförmigen Zellen, welchen ich in Übereinstimmung mit den neueren Autoren die Bedeutung von Schutzzellen für die Sinneszellen zuschreibe. Der Bau der einzelnen Zelle ist derart, dass jede eine lange fadenförmige Gestalt hat, und meist gekrümmt erscheint. Der Kern einer solchen Zelle ist lang stäbchenförmig, blasser gefärbt als derjenige der birnförmigen Zellen. Er besitzt viel feinere Chromatinkörner in grosser Zahl und meistens ist dazwischen ein grösseres Kernkörperchen zu erkennen. Der Zellkörper erstreckt sich immer von der Basis der Epidermis bis zur freien Oberfläche. Der Kern liegt entweder ganz in der Tiefe der Zelle, bald etwas höher, aber nie höher als in der Mitte der ganzen Zellenlänge. Auf der Basis der Epidermis sitzt die Zelle glatt auf, ohne mit einem Nerven in Verbindung zu stehen. Der Plasmakörper erscheint auf den ersten Blick fein längsgestreift, was den Eindruck einer ungemein feinen fibrillären Struktur machen kann. Untersucht man genau mit homogener Immersion, so erkennt man ein äusserst feines Fadenwerk, das den ganzen Zellkörper durchsetzt und etwas dunkler gefärbt ist, wie der helle übrige Teil des Plasmas. Das der freien Oberfläche der Epidermis zugekehrte obere Drittel des Plasmaskörpers erscheint fast homogen und dunkler gefärbt, sodass der Eindruck entsteht, dass derselbe hier eine festere resistentere Beschaffenheit hat. An der freien Oberfläche selbst fand ich die Zelle stets scharf abgestutzt. Nicht immer ist die Struktur des Plasmakörpers so beschaffen, wie ich es soeben schilderte, sehr oft finde ich, wie es auch Leydig beschrieb, einen centralen glashellen Teil durch die ganze Länge der Zellen gleichmässig ausgebildet, während an der Peripherie ein feiner blass rötlich gefärbter Plasmamantel bestand. Der helle Inhalt trat dann oft an der freien Oberfläche als feinstes Wölkchen zu Tage. In anderen Zuständen

konnte ich die Stützzellen der Hautsinnesorgane bei Siredon nicht nachweisen. Den ersten Zustand fand ich bei ganz jungen Siredons bis zu 2,6 cm Länge regelmässig. Hier bestehen sie offenbar aus Plasma, das fester geformt erscheint, als das Plasma nicht nur der Sinneszellen, sondern auch der angrenzenden Epidermiszellen. Besonders deutlich trat dies hervor an dem oberen Drittel der Zellen. Dieser Bau macht die Zellen sehr geeignet zu mechanischem Schutz der von ihnen eingeschlossenen birnförmigen Zellen. In dem an zweiter Stelle geschilderten Zustand, bin ich der Ansicht, dass diese Zellen einen sehr feinen glashellen Schleim absondern, welchen sie an der freien Oberfläche entleeren und dadurch in anderer Weise die freien Enden der Birnzellen gegen das äussere Medium schützen.

In diesem Bau fand ich die Stützzellen an den Sinnesknospen älterer Siredons in der Regel.

Aus dem so geschilderten Bau ergiebt sich die Berechtigung, diese Zellen nicht als spezifische Sinneszellen, sondern als Schutzzellen für letztere im weitesten Sinne aufzufassen.

Darin wird man noch bestärkt, wenn man die Anordnung dieser Zellen im Hautsinnesorgan genauer untersucht. Sie sind in grosser Anzahl dicht um die birnförmigen Zellen angeordnet. Sie sind ungemein fest aneinandergeschlossen und umhüllen alle zusammen wie mit einem Mantel jene centralen Zellen. Die Krümmung jeder einzelnen Zelle kommt dadurch zu stande, dass sie alle mit ihren der freien Oberfläche zugekehrten Hälften konvergierend sich gegeneinander neigen und über die birnförmigen Zellen gebogen sind. So entsteht die charakteristische Hügel- oder Meilerform der Organe. Die Zahl der Stützzellen an einem Hautsinnesorgane unterliegt grossen Schwankungen. Im allgemeinen finde ich sie weniger zahlreich bei jugendlichen Tieren und bei alten an oberflächlich angeordneten Organen. Alle tiefgelagerten Hautsinnesorgane von Siredon besitzen einen enorm dicken Mantel von Stützzellen. Auf Tangentialschnitten durch die Haut, welche ein Hautsinnesorgan im Querschnitt zeigen, findet man verschiedenes Verhalten, je nach der Zahl der centralen birnförmigen Zellen, zeigen letztere sich in geringer Zahl und bilden auf dem Schnitt ein kreisrundes Feld, so stellen die Stützzellen darum einen geschlossenen Mantel von gleichmässiger Dicke dar, der von einer einfachen Zellenlage bis zu sechs Zellenlagen gebildet sein kann. Wenn die centralen birnförmigen Zellen in grosser Anzahl ein ovales Feld im Querschnitt bilden, so ist der Mantel von Stützzellen, nur im Falle er durch eine einfache Zellenlage gebildet wird, gleichartig, wenn mehr Lagen von Zellen ihn zusammensetzen, so besteht er an den beiden Polen des Oval immer aus höchstens 2—4 Zellen, während an den Breit-

seiten des Oval 6 und mehr Stützzellenlagen den Mantel bilden. Dadurch wird der Querschnitt des ganzen Organs fast immer ganz kreisrund. (Ich füge hier noch an, dass im Plasmakörper der Stützzellen hier sowie bei Triton- und Salamanderlarven schwarzbraune Pigmentkörner, oft von beträchtlicher Grösse, nicht selten nachweisbar sind.)

Bei jungen Siredons von 1—1,5 cm Länge findet man die Anlagen der Hautsinnesorgane durch einen Spaltraum abgegrenzt von den benachbarten Epidermiszellen sowie von dem unterliegenden Gewebe. Nur der spezifische Sinnesnerv tritt von Anfang an zu diesem Gebilde. Aus den zuerst indifferenten Elementen der Anlage des Organs entwickeln sich nur die beiden besprochenen Zellformen. Nun finden wir zuerst, dass der angeführte Spaltraum verschwindet, sobald an einem Sinnesorgan birnförmige und Schutzzellen sich differenziert haben. Letztere schliessen dann vollkommen fest an die angrenzenden Epidermiszellen an, ebenso, wie die ganze Basalfläche des Sinnesorgans fest auf der Basalmembran der Epidermis oder, wo solche noch fehlt, auf dem unterliegenden Gewebe aufsitzt. Wie ist dieser Spaltraum, der die noch indifferente Anlage vom angrenzenden Gewebe trennt, aufzufassen? Er wurde auch von Leydig beobachtet und als Lymphraum gedeutet. Ich sehe in ihm nur ein Kunstprodukt, das für uns gleichwohl Bedeutung haben kann. Die Zellen, welche die Anlage eines Hautsinnesorganes zusammensetzen, sind viel zarter als die benachbarten Elemente, sie sind darum auch einwirkenden Reagentien gegenüber empfindlicher und dies findet in einer leichten Schrumpfung Ausdruck. So kommt es zur Retraktion der Anlage und zur Bildung jenes Spaltraums. Dass derselbe nur kurze Zeit zu stande kommt, erwähnte ich schon. Wenn er sich nicht mehr bildet, so finden wir die gewöhnlichen Epidermiszellen unmittelbar den Schutzzellen angeschlossen, aber nicht weiter durch sie modifiziert. Bei älteren Formen wird dies aber anders. Schon bei Siredons von 3 cm Länge erkennt man, dass an oval ausgebildeten Sinnesorganen des Kopfes sowohl, als der Seitenlinie in unmittelbarem Anschluss an die peripherste Lage der Schutzzellen eine einfache Schicht von Zellen der angrenzenden Epidermis von den anderen different geworden ist und Beziehungen zum Sinnesorgan erhalten hat. Solche legen sich als kleine abgeplattete Elemente der Längsfläche der Schutzzellen an und bilden einen festen Abschluss des ganzen Organs gegen die Epidermis. Da sie die Schutzzellen bedecken, so hat man sie als Deckzellen bezeichnet. Dass sie nicht einfach als durch den Druck des Sinnesorganes abgeplattete Elemente aufzufassen sind, erhellt aus der Thatsache, dass Hautsinnesorgane ohne solche Deckzellen bestehen können und bei Fischen sehr verbreitet sind. Bei Amphibien fehlen sie nur in Jugendzuständen der Hautsinnesorgane. Sobald solche ganz ausgebildet

sind, besitzen sie auch den Mantel von kleinen Deckzellen. Wenn ich die Deckzellen auch nicht als einen integrierenden Bestandteil aller Hautsinnesorgane bei wasserlebenden Wirbeltieren bezeichnen kann, so sind sie doch nie fehlende Teile dieser Organe im ausgebildeten Zustande bei urodelen Amphibien. Von ihrer Struktur ist nur zu erwähnen, dass es kleine abgeplattete Zellen sind mit spindelförmigem kleinen Kern, der homogen dunkel gefärbt ist. Der Plasmakörper ist klein und lässt auch bei Betrachtung mit homogener Immersion keine Struktur mehr erkennen. Wir hätten somit die Bestandteile eines Hautsinnesorgans bei Siredon und damit aller urodelen Amphibien kennen gelernt. Es ergiebt sich daraus, dass ein solches Gebilde stets vollkommen scharf von der Epidermis abgegrenzt ist. Es nimmt aber eine einfache Lage indifferenter Epidermiszellen in seinen Dienst als Deckzellen und dadurch wird die scharfe Abgrenzung des Organs noch deutlicher.

Es ist noch auf ein Verhältnis einzugehen, dies betrifft die verschiedene Anordnung der Hautsinnesorgane in der Kutis. Bei oberflächlicher Anordnung ist nichts Wesentliches mehr zu erwähnen, aber bei Tieflagerung kommt eine Follikelbildung zu stande, welche sehr bedeutungsvoll ist. Bei Urodelen kommt wie bei allen Amphibien nirgends mehr eine Tieflagerung von Sinnesorganen in Blasen oder Kanälen vor, wie sie bei Fischen so verbreitet ist. Dagegen sinken sehr häufig einzelne Organe mit der unmittelbar angrenzenden Epidermis in die Tiefe und bilden Follikel, wodurch eine weitere Komplikation im Bau dieser Organe eingeleitet wird. Unter welchen Einflüssen dies erfolgt, will ich später ausführen, hier sei nur erwähnt, dass es bei Siredon an nicht allzuvielen Organen eintritt, dass eine grosse Anzahl, ja die meisten, eine oberflächliche Lage beibehalten.

Bei den follikelbildenden tiefgelagerten Organen finden sich folgende Verhältnisse: ein kurzer cylindrischer Zapfen der Epidermis erstreckt sich meist schräg in die Lederhaut hinein und drängt das straffe Korium in die Tiefe, das dadurch muldenförmig den besagten Zapfen umgreift. An der Stelle des Zapfens erblickt man auf der freien Oberfläche der Epidermis ein feines rundliches oder spaltartiges Grübchen. In der Tiefe des Epidermiszapfens sitzt die Hautsinnesknospe und diese hat den Bau, wie ich ihn oben schilderte. Sie erreicht auch mit ihren birnförmigen und Schutz-Zellen die freie Oberfläche, insofern sie in einen kurzen Kanal mündet, welcher in der rundlichen oder spaltförmigen Öffnung frei zu Tage tritt. Die Wandung des Zapfens besteht aus der geschichteten Epidermis, welche mit ihrer freien Oberfläche jenen Kanal, in dessen Grund die Sinnesknospe liegt, begrenzt. Die äussere Fläche des Zapfens wird von der Basalmembran bedeckt, die nur am unteren Ende, da wo der Nerv zum Sinnesorgan tritt, durchbrochen wird. Und hier am unteren Ende

erhebt sich auch öfter eine kleine Papille, durch welche der Nerv hinauftritt zu den birnförmigen Sinneszellen. Es kommt nun noch eine Komplikation hinzu, welche darin besteht, dass die freie Oberfläche des Sinnesorgans überragt wird von einer kleinen kraterförmigen Erhebung der Epidermis. Der Krater erhebt sich in den Kanal des Zapfens hinein und zeigt auf seiner Höhe eine Vertiefung, in welcher man auf die birnförmigen Sinnes- und Stützzellen gelangt. Die Oberfläche des Kraters wird von Zellen der oberflächlichsten Epidermislage gebildet, die auf der Kuppe des Kraters mit freiem Rande aufhören. An der Basis des Kraters biegen diese Zellen auf die Innenfläche des Zapfenkanals um und diese geht an der spaltförmigen Öffnung kontinuierlich in die freie Oberfläche der Epidermis über. Der Kanal dieses Knospenfollikels ist häufig mit Schleim erfüllt, dessen Ableitung von den Schutzzellen des Sinnesorgans nach den obigen Ausführungen unanfechtbar ist.

Zu diesem tiefgelagerten Hautsinnesorgan treten naturgemäss noch weitere Teile der Umgebung in Beziehung. Was zunächst die Nerven betrifft, so unterscheide ich wie früher zwei Formen: 1. Den spezifischen Sinnesnerv, welcher am Grunde des Knospenfollikels zu dem Organ tritt und sich mit den birnförmigen Sinneszellen in Verbindung setzt. 2. Sensible Hautnerven, welche allenthalben durch die Basalmembran der Epidermis zwischen den Zellen eintreten und sich hier verbreiten. Sie stehen auf diese Weise zu den Deck- und Stützzellen des Hautsinnesorgans in Beziehung. Diese sensiblen Nerven verhalten sich hier genau ebenso wie in der indifferenten Epidermis.

Das Korium tritt ebenfalls in Beziehung zu dem Knospenfollikel. Derselbe wird unmittelbar umgeben von dem lockeren subepidermoidalen Bindegewebe, in welchem Blutgefässe sich verteilen. Nach aussen davon besteht die erwähnte muldenförmig ausgebuchtete straffe Lederhaut, welche eine äussere feste Umhüllung des ganzen Knospenfollikels bildet, und sich nicht wesentlich von der glatten Lederhaut unterscheidet. Nur am Grund sind ihre Lamellen lockerer gefügt und unregelmässiger, weil sie vom spezifischen Sinnesnerven und vor allem von grösseren Blutgefässen durchsetzt wird. Die letzteren zeigen hier eine reichliche Entwickelung, wie sie auch stets unter den Hautsinnesorganen von oberflächlicher Einlagerung in die Epidermis nachweisbar sind. Hier bei den tief gelagerten Organen findet sich nicht nur eine stärkere Gefässschlinge gerade unter dem Sinnesorgan und ist, wenn hier eine Papille besteht, neben dem Sinnesnerven darin nachweisbar, sondern es besteht auch ein die ganze Oberfläche des Knospenfollikels, der Epidermis dicht angeschlossenes Gefässnetz.

So finden wir mit den Hautsinnesorganen hier einen sehr komplizierten Apparat entwickelt, der offenbar im Dienst dieses Organes entstanden und für

dasselbe von grosser Bedeutung ist. Auf diese Verhältnisse komme ich später zurück.

Meno-branchus.

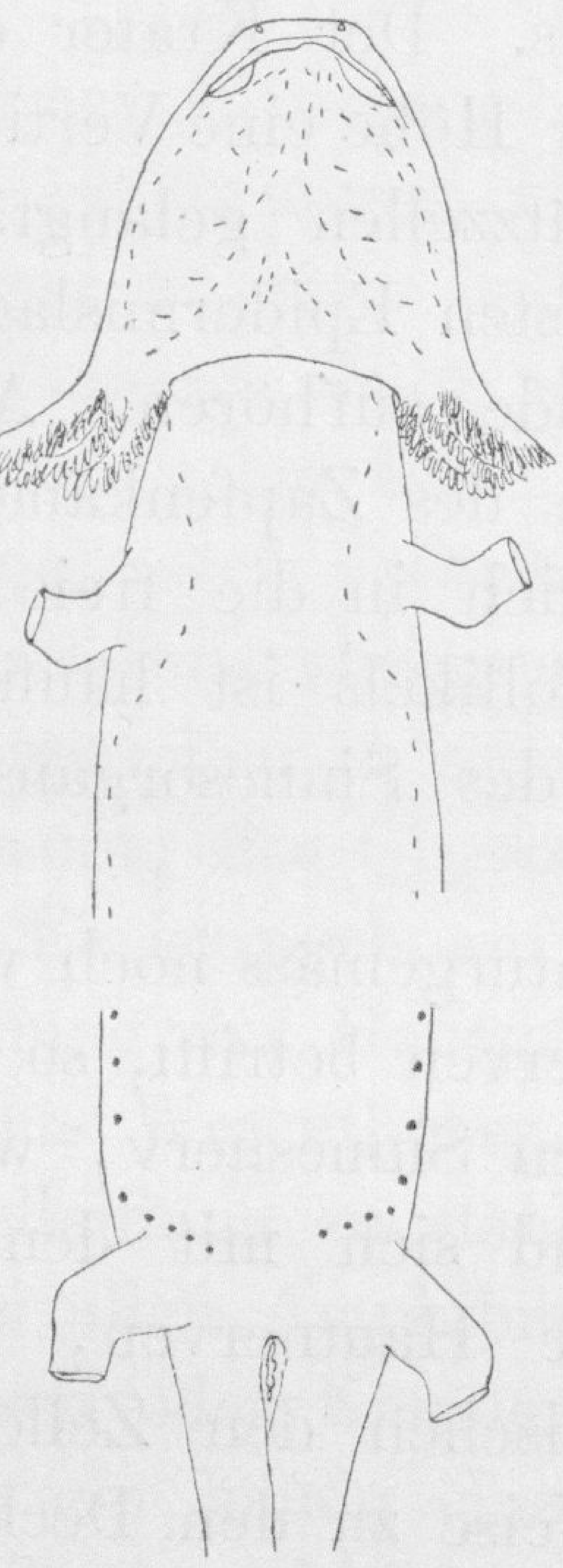


Fig. 7.
Ventralfläche von Menobranchus (obere Hälfte) und Tritonlarve (untere Hälfte) zur Demonstration der Hautsinnesorgane. Bei Menobranchus lineare Gruppen, bei Triton einzeln gestellte Organe.

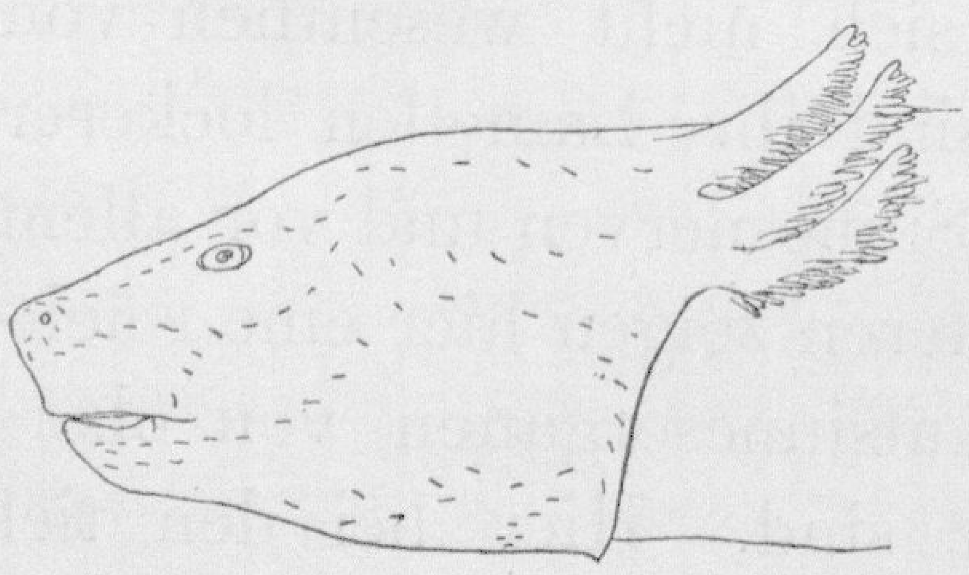


Fig. 8.
Seitenansicht des Kopfes von Menobranchus. Reihen linearer Gruppen von Hautsinnesorganen.

M e n o b r a n c h u s: Mit Siredon zeigt Menobranchus hinsichtlich der glatten Oberhaut volle Übereinstimmung. Nur finde ich auch bei alten Exemplaren die L e y d i g schen Zellen viel reichlicher wie dort. Wenn ich diese Derotremenform hier noch anführe, so geschieht es wegen eines eigentümlichen Befundes an den Hautsinnesorganen. Dieselben zeigen im einzelnen den gleichen Bau wie bei Siredon, auch die ganz gleichen Linien in ihrer Anordnung auf Kopf und Rumpf. Ich habe sie auf den Textfigg. 7 u. 8 in der vorderen Hälfte abgebildet, und man kann diese Zeichnungen zugleich für die besprochenen Zustände von Siredon annehmen. Man erkennt aber, dass ich überall auf der Zeichnung kleine Linien angezeichnet habe. So stellen sich die Organreihen thatsächlich bei Loupenvergrösserung dar. Jeder einzelne kurze Strich entspricht nicht einem einzigen Organe, sondern einer Gruppe von solchen und es ist für mich von grosser Bedeutung, dass hier einzeln stehende Hautsinnesorgane überhaupt am Körper nicht vorkommen, nur hier und da an den Lippenrändern. D i e G r u p p e n s t e l l u n g i s t v i e l m e h r h i e r e i n e g a n z a l l g e m e i n e. Untersucht man ein Stückchen Haut mit einem solchen Strich bei schwacher Vergrösserung in Glycerin, so erkennt man, dass der Strich zu stande kommt durch eine feine Spaltbildung und im Grund des sehr seichten Spalts liegt eine Reihe von Hautsinnesorganen und zwar schwankt die Zahl zwischen 2 und 7. Sehr häufig finden sich d r e i Organe.

Leider standen mir keine jungen Stadien von Menobranchus zur Verfügung; nach den Befunden bei jungen Siredon und Tritonen erscheint es mir aber nicht zweifelhaft, dass jede Gruppe aus einer ursprünglich einheitlichen Anlage hervorgegangen ist. Auf senkrechten Schnitten durch eine Organgruppe

erkennt man, dass eine jede solche durch zwei leichte Hautwülste, die sich wie Lippen erheben, ein wenig überdeckt wird. Ausserdem lässt jedes einzelne Organ in vielen Fällen eine Tieflagerung erkennen, wie ich es oben bei Siredon schilderte.

Cryptobranchus: Von dieser Form habe ich die Haut einer eingehenden Untersuchung unterzogen, weil sie mir als die interessanteste bei allen Amphibien erscheint. Der Konservierungszustand des mir zu Gebote stehenden Exemplares war ein vorzüglicher. Das Tier lag zwei Tage in schwachem Alkohol, dann entnahm ich Stücke der Haut und behandelte sie nachträglich in verschiedener Weise, mit Müllerscher Flüssigkeit, Chromessigosmiumsäure und Sublimat. Am brauchbarsten zeigten sich die in Müllerscher Flüssigkeit nachbehandelten Stücke. Bekanntlich ist die Haut von Cryptobranchus allenthalben am Rücken und an der Seite mit Warzen verschiedener Grösse besetzt. Am Bauch und am Kopfe finden sich aber auch viele glatte Stellen. Es treten nun an diesen Punkten sehr verschiedene Zustände der Epidermis auf. Bei allen sonst untersuchten Amphibien war die Basalfläche der Epidermis im wesentlichen glatt, abgesehen von grösseren Warzenbildungen, die naturgemäss grosse Lederhautpapillen als Grundlage besitzen. Bei Cryptobranchus aber kann man kaum einen senkrechten Schnitt durch die Haut anfertigen, ohne Papillen ganz besonderer Art zu finden. Obgleich die Oberfläche der Haut ganz glatt erscheint, sieht man doch in unregelmässigen Abständen von der Epidermisbasis her feine finger-, fast fadenförmige oder leicht konische Erhebungen in die Epidermis hineinragen, deren Gewebe aus dem lockeren subepidermoidalen Bindegewebe besteht. Alle diese Papillen enden spitz, reichen aber oft bis dicht unter die Oberfläche der Epidermis empor. Diese letztere selbst zeigt sehr zahlreiche Schichten, entbehrt völlig der Leydigschen oder sonstiger Schleimzellen. Wenn ich zuerst ein Stückchen Haut vom Überzug einer grösseren Hautwarze des Rückens vornehme, wie es auf Taf. VI, Fig. 4 abgebildet ist, so zeigt sich, dass man drei Strata an der Epidermis unterscheiden kann: ein tiefes Stratum profundum s. plasmaticum, ein mittleres Stratum intermedium und ein oberflächliches Stratum superficiale s. corneum. Das Stratum profundum lässt eine basale Lage mächtiger cylindrischer Zellen mit grossen ovalen Kernen erkennen. Einem jeden Kern ist an seinem basalen Pole, also gegen die Lederhaut zu, eine Kappe von schwarzem feinkörnigem Pigment dicht angelagert. Der Zellkörper jeder Zelle ist mit ziemlich derben kurzen Plasmafortsätzen gegen die Lederhaut versehen, die auch an den isolierten Zellen deutlich wie kurze Zähne eines Kammes hervortreten. Ausserdem zeigt sich zwischen den Zellen eine breite Intercellular-

struktur. Darauf folgen mehrere Lagen kubischer Zellen, welche etwa sechs Lagen bildend, das Stratum profundum darstellen. Daran schliesst sich das Stratum intermedium, in welchem der Verhornungsprozess eingeleitet wird. Er zeigt auffallende Ähnlichkeit mit dem gleichbenannten Stratum der Säugetierepidermis. Seine Zellen nehmen bei der mehrfach erwähnten Doppelfärbung mit Hämatoxylin und Säurefuchsin-Pikrinsäure eine gelbe Farbe an, die Kerne erscheinen wie abgestorbene Schollen. Diese Schicht wird durch etwa vier Zellenlagen gebildet und auf sie folgt das oberflächliche Stratum corneum, aus 6—10 Zellenlagen bestehend, deren Elemente abgeplattete verhornte Schüppchen sind. In denselben erkennt man die Kerne noch, die Zellen sind hellgelb gefärbt. Die oberflächlichste Zellenlage besitzt noch einen Kutikularsaum. Betrachtet man nun die angezeichnete Lederhautpapille, welche in die Epidermis hineinragt, so erkennt man, dass dieselbe das Stratum profundum und intermedium durchsetzt und ins Stratum corneum hineinragt, wo sie spitz endigt. Wie kommen diese Papillen zu stande und was haben sie für eine Bedeutung? ich habe genau auf diese Gebilde geachtet und auf Taf. VI, Fig. 6—10 verschiedene solche abgebildet. Von diesen halte ich aber die auf Fig. 4 dargestellte Papille für verschieden. Eine Papille, wie die letztere, halte ich für eine Wachstumserscheinung der Oberhaut, die lediglich ernährende Bedeutung für die letztere hat. Es dringen nämlich in dieselben stets Blutgefässe ein. Das Dickenwachstum der Epidermis ist offenbar kein ganz gleichmässiges, sondern an bestimmten Punkten, wo frühzeitig festere Verbindungen mit dem unterliegenden Gewebe bestehen, bleibt das Dickenwachstum stehen und während in der Umgebung dasselbe intensiv fortschreitet, rückt die Epidermis gleichsam mit Ausnahme jener Punkte gegen die Lederhaut in die Tiefe und es erscheint an jeder Stelle, an welcher dieses Tiefenwachstum nicht mit erfolgte, eine solche Papille wie auf Fig 4. Bei allen auf Fig. 6—10 abgebildeten Papillen erkennt man aber an der Spitze derselben Besonderheiten von eigentümlicher Art und diese veranlassten mich, diesen Bildungen genauer nachzugehen. Das Ergebnis dieser Untersuchung war, dass wir solche Papillen aufzufassen haben als Reste von zu Grunde gegangenen Hautsinnesorganen. Am besten zeigt uns dies die Fig. 6. Zum besseren Verständnis des Folgenden empfiehlt es sich zuerst ein Hautsinnesorgan zu betrachten, wie es auf Fig. 5 (Taf. VI) im Längsschnitt abgebildet ist. Hier findet man das Bild, wie ich es von einem tief gelagerten Hautsinnesorgan von Siredon geschildert habe (vergl. Seite 174). Das Sinnesorgan ist schräg in die Lederhaut eingesunken. Dadurch kommt die Bildung eines Knospenfollikels zu stande. Am Organe selbst sind birnförmige Sinnes-, fadenförmige Schutz- und kleine platte Deckzellen zu unterscheiden. An der freien Oberfläche bildet das Organ

einen kleinen Krater, dessen abschüssige Oberfläche vom Stratum corneum der Epidermis gebildet wird. An der Basis des Kraters biegen diese Zellen nach oben um und gehen in die Oberfläche der glatten Oberhaut über. Am Grunde des Sinnesorgans ist eine Papille entwickelt (p). In dem den Follikel umgebenden subepidermoidalen lockeren Bindegewebe sind mächtige Blutgefässe ausgebildet (v). Darunter findet sich die durch den Follikel ausgebuchtete straffe Lederhaut (b). Vergleicht man mit diesem Bild die Fig. 6, so erkennt man auch hier die straffe Lederhaut ausgebuchtet, in dem darüber gelegenen subepidermoidalen Bindegewebe sind grosse Blutgefässe nachweisbar. Die Epidermis bildet eine Verdickung, in deren Grund sich eine Papille erhebt und von der Spitze der Papille erstreckt sich eine homogene Masse schräg ins Stratum corneum hinein, wo sie zu einem dicken homogenen unregelmässigen Klumpen (ce) anschwillt, der bis fast zur freien Oberfläche sich erstreckt. In diesem Klumpen, der sich gelb gefärbt zeigt, erkennt man schattenhafte Kernreste und spärliches Pigment. Seinem Verhalten gegen Reagentien nach, handelt es sich um eine hornartige Masse. Abgesehen von der gleichen Färbung wie das Stratum corneum, zeigt es sich auch sehr resistent gegen 10 % Natronlauge. Dieses Bild der Fig. 6 ist an sich unverständlich, es wird aber leicht erklärt, wenn man es mit Fig. 5 vergleicht und das Hautsinnesorgan herausgestossen denkt. Es giebt dies zugleich einen Fingerzeig, wie solche Organe zu Grunde gehen bei erwachsenen Tieren. Der Prozess wird eingeleitet durch Zerstörung der birnförmigen Sinneszellen. Ich sah bei vielen Urodelenformen diese Elemente der Hautsinnesorgane in Rückbildung, blasig degeneriert und zum Teil schon an der Oberfläche abgestossen. Die Schutzzellen verlieren dann hier auch ihre Bedeutung, werden zum Teil abgestossen, bleiben aber zum Teil in der Epidermis, werden zusammengeballt und gehen zum Teil in jenen Hornklumpen über, an dessen Bildung aber auch benachbarte Epidermiszellen beteiligt sein mögen. Dass sich dieses Ausstossen des Hautsinnesorgans in verschiedener Weise vollzieht, beweisen die Figuren 7—10. In dem Zustande der Fig. 6 ist das Sinnesorgan offenbar erst vor kurzem abgestossen worden, es haben sich alle durch ein solches Organ bedingte Besonderheiten an der Epidermis und der unterliegenden Lederhaut noch erhalten. Bei den anderen Abbildungen sind diese zum Teil schon geschwunden. Nur die grossen Blutgefässe sind z. B. auf Fig. 9 und 10 noch erhalten. Auf allen Figuren finden sich Lederhautpapillen abgebildet, welche an ihrer Spitze sämtlich ein verschiedenes Verhalten zeigen. Fig. 7 und 9 stammen von der Haut des Rückens, Fig. 8 und 10 sind von der Scheitelgegend des Kopfes genommen. Fig. 9 zeigt den einfachsten Befund, insofern keine bemerkenswerten Rückstände des Sinnesorganes mehr vorhanden sind. Nur der von der Spitze der Papille

in die Höhe ziehende pigmentierte Faden, der an seiner Spitze umgebogen fast bis zur freien Oberfläche der Epidermis reicht, zeigt, dass hier offenbar ein Rest eines Gebildes vorliegt. Die unter der Papille vorhandenen grossen Blutgefässe mögen ebenfalls daraus verständlich sein. In Figur 7 ist offenbar ein Zustand gegeben, in welchem nach gänzlicher Ausstossung eines Hautsinnesorganes sich eine zarte Epidermislage darüber geschlossen hat, welche aus einer einfachen Lage plasmatischer Zellen und einer einfachen Schicht verhornter Zellen besteht.

Wenn an diesem dünnen Epidermisbezirk auf einer an der Spitze sehr verbreiterten Papille weiterhin stärkere Zellvermehrung und Verhornung eintritt, so entsteht zuerst ein Bild wie es Fig. 8 bietet. Es bildet sich in die Papille hinein ein Komplex platter verhornter Zellen (f), die schliesslich unter Verschwinden der Zellgrenzen und der Kerne unregelmässige Schollen von Hornsubstanz auf der Papille aufsitzend darstellen. In gewissen Stadien zeigen solche Gebilde eine überraschende Ähnlichkeit mit den Tastkörperchen der Lederhautpapillen bei Säugetieren. Hier bei Cryptobranchus sprechen die Thatsachen dafür, dass diese Gebilde an der Stelle zur Ausbildung kommen, wo früher andere Hautsinnesorgane bestanden. Sie gehen nicht aus diesen hervor, sondern setzen eine Eliminierung derselben voraus. Dann entwickeln sie sich aus den Zellen der angrenzenden Epidermis. Es ist verständlich, dass gerade hier solche Zellenwucherungen auftreten, weil die unmittelbar an ein Hautsinnesorgan grenzenden Epidermisbezirke offenbar im Dienst dieses Organes eine grössere Sensibilität besitzen. Die Folge dieser Empfindlichkeit ist eine stärkere Proliferation von Zellen. Ich habe hier nur wenige solcher Papillen und deren eigentümliche Auflagerungen gezeichnet, sie finden sich sehr zahlreich und in grosser Mannigfaltigkeit. Besonders reichlich sind sie auf Hautwarzen zu finden, auf welchen ein oder mehrere Hautsinnesorgane noch nachweisbar sind, wie sie sich überhaupt in der Nähe solcher in grosser Menge finden. Da ich meist Hautstellen zum Schneiden herausnahm, an welchen ich Hautsinnesorgane mit der Loupe nachgewiesen hatte, so fand ich eben diese eigentümlichen Papillen in der Umgebung ausgebildeter Hautsinnesorgane sehr zahlreich. Selbstverständlich nahm ich auch Hautstellen abseits von Hautsinnesorganen zur Untersuchung vor, fand dabei meist solche Papillen, wie eine auf Fig. 4 dargestellt ist.

Über die Verbreitung der Hautsinnesorgane bei Cryptobranchus sind schon öfter Angaben gemacht worden von Leydig u. a., ich habe früher schon darüber berichtet. Es waren mir diese Organe speziell von Interesse, wegen der Befunde bei ihrer Tieflagerung. Ich habe ein solches Organ auch auf Taf. VI, Fig. 5 abgebildet. Dieses Organ sitzt auf einer grossen Hautwarze und zwar

auf deren oberster Kuppe. In der Umgebung dieses Organs finden sich mehrere Papillen auf der gleichen Hautwarze, die ein Verhalten, wie es auf Taf. VI, Fig. 6—10 dargestellt ist, erkennen lassen. (Vergl. Maurer, Hautsinnesorgane, Feder- und Haaranlage, Morph. Jahrb. Bd. XVIII, Taf. 26, Fig. 30, wo eine solche Hautwarze abgebildet ist).

Die Verbreitung der Hautsinnesorgane auf dem Kopf und dem Körper des alten, mir vorliegenden Exemplars ist eine sehr grosse. Die bei Siredon genau geschilderten Linien werden zwar auch hier eingehalten, aber sie sind nicht wie bei Menobranchus in solch regelmässigen Gruppenreihen vorhanden, sondern regelloser aufgelösst, bilden breite Fluren, in welchen die Organe bald in Gruppen, bald einzeln stehen. So kommt es, dass gar nicht grosse Hautbezirke der Hautsinnesorgane entbehren. Niemals fand ich in einer Gruppe, wie bei Menobranchus die Organe in eine Linie gestellt, sondern stets 3—7 unregelmässig nahe bei einander stehend. Dabei fanden sich viele in Tieflagerung, andere oberflächlich der Epidermis eingelagert. Die Organe einer Gruppe fasse ich in Übereinstimmung mit den Vermehrungsvorgängen, wie ich sie bei Siredon schilderte, auf als hervorgegangen aus einer einzigen Anlage. Wenn ferner ein einzeln stehendes Organ in unmittelbarer Nähe Papillenbildungen, wie sie auf Fig. 6—10 abgebildet sind, zeigt, so fasse ich dies auf als ein einzig übrig gebliebenes Organ einer Gruppe, deren übrige Organe zu Grunde gegangen und nur noch in den Papillenresten erhalten sind.

Es fragt sich nun, ob wir aus den bei Cyrptobranchus gewonnenen Bildern uns eine Vorstellung über die periodische Degeneration und periodische Neubildung der Hautsinnesorgane machen können? Der Ansicht bin ich nicht. Das vorliegende Exemplar von Cryptobranchus stand offenbar in sehr hohem Lebensalter. Dass bei einem so alten Tiere viele Hautsinnesorgane zu Grunde gingen, kann nicht Wunder nehmen, wir dürfen aber daraus nicht auf ein periodisches Zugrundegehen und Neubildung dieser Organe schliessen.

Aber wenn auch dieser Vorgang nicht als periodischer nachweisbar ist, so ist doch einerseits aus dem soeben Mitgeteilten sicher, dass eine grosse Anzahl von Hautsinnesorganen zu Grunde geht, andererseits fand auch bei diesem alten Exemplare noch eine Neubildung von solchen Organen statt: nicht als Differenzierung aus der glatten Epidermis, sondern aus anderen Hautsinnesorganen durch Teilung. Es fanden sich bei Cryptobranchus ebensolche Bilder, wie es von einem alten Triton auf Taf. VI, Fig. 16 dargestellt ist

Über die Drüsengebilde von Cryptobranchus ist nichts Neues zu berichten. Sie sind sehr reichlich vorhanden und besitzen sämtlich Ausführgänge. Das in ihren Zellen aufgespeicherte Exkret ist teils glasheller, teils körniger

Natur. Jede Drüse besitzt eine einfache Lage glatter Muskelzellen an ihrer Peripherie, gerade wie ich es früher von anderen Amphibien schilderte.

Ich wende mich nun zur Schilderung der Befunde von caducibranchiaten Urodelen nach der Metamorphose.

Spezielles Interesse für mich bieten die Tritonen und Pleurodeles. Salamandra weniger.

Triton. Triton: Die Epidermis von Triton nach der Metamorphose entbehrt stets gänzlich der Leydigschen Zellen. Sie besitzt sehr zahlreiche Drüsen, welche dorsal und ventral jederseits in breiten Fluren über die Länge des Rumpfs in dichterer Anordnung und grösserer Ausbildung bestehen, aber auch auf dem ganzen übrigen Körper verbreitet sind, wenn auch in geringer Zahl. Das Drüsenexkret ist verschieden, bald körnig, bald glashell. Danach besitzen die Drüsenzellen verschiedenen Charakter. Hautsinnesorgane finden sich bei allen Tritonen am Kopf in den bei Siredon geschilderten Linien und in den drei Seitenlinien des Rumpfs, die alle zu Fluren aufgelöst sind.

Da diese Tiere ein Leben bald zu Wasser, bald zu Lande führen, indem sie zur Laichzeit für Wochen das Wasser aufsuchen, da sie ferner einen Winterschlaf im Trocknen durchmachen, so ergiebt sich, dass ihre Haut unter sehr verschiedenen Einflüssen steht. Wir finden das auch in ihrem Bau zu verschiedenen Jahreszeiten sehr klar ausgedrückt. Leydig hat dies schon genau untersucht und dargelegt. Ich möchte hier nur noch einmal in Übereinstimmung mit L. hervorheben, dass der Verhornungsprozess an der Oberhaut, der bei der Larve kurz vor der Metamorphose schon angefangen hat, auf dem Lande eine erhebliche Steigerung erfährt. Er ist also durch das Landleben nicht bedingt, sondern nur verstärkt. Bei älteren Tieren finden wir sehr verschiedene Zustände, je nachdem wir dieselben aus dem Wasser nehmen, oder im Herbst, wo sie eine Zeit lang zu Lande gelebt haben, untersuchen. Für die hier zu behandelnden Fragen sind beide Stadien in besonderem Sinne von Bedeutung. Dies betrifft erstens die Hautsinnesorgane und zweitens die kleinen Hornwarzen der Haut. Die letzteren sind besonders bei Triton taeniatus und helveticus entwickelt, wenig bei Triton alpestris und cristatus. Die Hautsinnesorgane verhalten sich bei diesen vier, bei uns lebenden Tritonspecies in gleicher Weise. Wenn die Tiere zur Laichzeit im Frühjahr das Wasser aufsuchen, so kommt besonders beim Männchen ein Hochzeitskleid vorübergehend zur Ausbildung. Dies äussert sich einerseits in der lebhaften Färbung, welche die Folge einer vermehrten Pigmentbildung besonders in dem Bindegewebe des Korium ist und von diesem aus auch in die Epidermiszellen gelangen kann. Diese spielt bei

Triton alpestris und taeniatus eine grosse Rolle. Ferner kommt es zur Ausbildung mächtiger Rücken- und Schwanzsaumbildungen, die bei Triton cristatus und taeniatus sich entwickeln und wie die intensivere und fleckige Färbung der vorhin erwähnten Formen nur während der Wochen der Laichzeit bestehen, um dann eine Rückbildung zu erleiden. Endlich kommt es bei Triton helveticus und taeniatus um diese Zeit zu vorübergehender Ausbildung kleiner Hornwärzchen von charakteristischem Bau. Solche Gebilde sind von Leydig u. A. schon beschrieben worden. Ich bilde ein solches Organ von Triton helveticus auf Taf. VI, Fig. 14 ab. Man erkennt, dass es nur aus wenigen Zellen besteht. Auf der basalen Cylinderzellenlage der Epidermis lagern 3—4 grosse in der Epidermis horizontal gelegene Zellen mit ebenso angeordneten grossen platten Zellen, auf welche vier ebenso geformte gänzlich verhornte Zellen folgen, welche eine kleine warzenartige Prominenz auf der Oberfläche der Epidermis verursachen. Die Cylinderzellen der basalen Zellenlage sind unter manchen dieser Gebilde leicht zu kubischer Form zusammengedrückt, wie dies die Fig. 14 zeigt, bei andern sind sie zur Seite gedrängt, sodass die tiefste der grossen horizontalliegenden Zellen mit ihrer Mitte auf der Basis der Epidermis aufliegt. Stets ist die Basalfläche der Epidermis unter solcher Warze ganz glatt und unverändert. Es zeigt sich keine Papillenbildung und ebensowenig ist das Gebilde in die Lederhaut eingesenkt. Ferner vermochte ich nicht besondere Nerven zu dieser Warze zu verfolgen. Hautwarzen.

Was die Verbreitung dieser Epidermiswarzen auf dem Körper betrifft, so finden sie sich auf dem Rücken und der Seitenfläche des Körpers überall zerstreut, fehlen aber an der Bauchfläche. Am Schwanz und Rückensaum fehlen sie. Ausser diesen so charakteristisch gebauten Warzen finden sich noch kleinere derart, dass hie und da eine einzelne grosse verhornte Zelle über die sonst unverändert darunter gelegene Epidermis prominiert.

Diese verschiedenen Horngebilde stellen sich ganz anders dar, als die grossen Warzen, welche sich bei Triton cristatus und alpestris finden. Diese letzteren sind grosse Koriumpapillen, breit und meist rundlich, halbkugelförmig. Über diese zieht die Epidermis glatt weg, zeigt kaum ein lokal verstärktes Stratum corneum. Die vorher geschilderten kleinen Epidermiswarzen von Triton helveticus und taeniatus bestehen nur während des Hochzeitskleides, um, nachdem die Tiere wieder das Land aufsuchen, rasch sich rückzubilden. Sie sind bedeutungsvoll, weil die Frage nahe liegt, ob sie mit Epidermoidalorganen anderer Wirbeltiere homolog sind. Doch davon später.

Die Hautsinnesorgane von Tritonen verhalten sich bei allen Formen hinsichtlich ihrer Anordnung gleich und in der oben angeführten Verbreitung. Hautsinnesorgane.

Betrachten wir den Bau des Einzelorgans, so finden wir die gleichen Zellen an ihnen entwickelt, wie bei Siredon geschildert wurde: birnförmige Sinneszellen (s), fadenförmige Schutzzellen (st) und kleine platte Deckzellen (d). Ich habe auf Taf. VI, Fig. 11 und 12 solche Organe von Triton cristatus und zwar von einem männlichen Tier zur Zeit des Hochzeitskleides in verschiedener Schnittrichtung abgebildet. Auf dem Längsschnitt Fig. 11 erkennt man, dass auch zur Zeit der vollen Funktion dieses Organes, während des Wasseraufenthaltes des Tieres, dasselbe eine Tieflagerung zeigt. Es hat einen Knospenfollikel gebildet, der sich genau so verhält, wie ich es oben von Siredon beschrieben habe. Das ganze Organ lässt an der Oberfläche der Haut ein Grübchen entstehen, in dessen Mitte sich ein kleiner Krater erhebt. Auf der Oberfläche ist der Krater abgestutzt und hier treten Sinnes-, Stütz- und Deckzellen des Organs frei zu Tage. Angeschlossen sind ihnen noch Elemente der mittleren und oberflächlichsten Epidermislage, und auch diese hören am Rande des Kraters frei auf. Diese Teile habe ich als ii und ai bezeichnet. ai entspricht dem oberflächlichen Stratum corneum der Epidermis; ii bildet die abschüssige Oberfläche des Kraters und biegt an der Basis des Kraters in ai um. Ich bitte ferner noch die Eintrittsstelle des Nerven am Grund des Knospenfollikels zu beachten. Hier erscheint die Basalmembran der Epidermis durchbrochen. Es ist dies die Stelle, wo bei Cryptobranchus eine Papille sich gebildet hat. Endlich erkennt man auch hier, dass die bindegewebige Lederhaut zu dem Knospenfollikel in Beziehung tritt, nicht nur dadurch, dass ihre Fasern eine bindegewebige Scheide um das Organ bilden, sondern auch wieder durch Ausbildung mächtiger Blutgefässe, welche dicht am Epithel des Follikels sich finden. Ich habe nun zur Ergänzung dieses Bildes auf Tafel VI, Fig. 12 den Querschnitt eines Seitenlinienorgans vom gleichen Tiere dargestellt, dessen Schnittebene durch die Linie a—b an Fig. 11 angedeutet ist. Man erkennt in der Mitte des Querschnittes die Form der birnförmigen Zellen, darum die Schutz- und Deckzellen. Dann folgen plasmatische Zellen den mittleren Epidermislagen zugehörend (ii); daran schliessen sich glatte verhornte Zellen, dem Strat. corneum der Epidermis entsprechend (ai). Endlich folgt noch einmal die ganze Epidermis in senkrechtem Schnitt, nach innen Strat. corneum, nach aussen Strat. profundum. Damit schliesst der epitheliale Teil des Knospenfollikels ab. Infolge der Tieflagerung des Sinnesorgans, an welcher auch die benachbarte Epidermis teilnimmt, hat sich eine doppelte epidermoidale Scheide um das eigentliche Organ gebildet, deren Schichten sehr charakteristisch und von der allergrössten Bedeutung sind. Ich habe schon früher auf ihre Übereinstimmung mit den epithelialen Scheiden des Säugetierhaares hingewiesen.

In dem hier abgebildeten Zustande befindet sich das Sinnesorgan trotz seiner Tieflagerung im Follikel doch in freier offener Beziehung zum umgebenden Medium, dem Wasser. Anders gestalten sich die Verhältnisse, wenn die Tiere auf das Land gehen. Ich habe Tritonen monatelang auf dem Trockenen gehalten und solche zu allen Jahreszeiten konserviert, es gelingt leicht die Tiere zu überwintern und man hat dann im März, ehe sie das Wasser aufsuchen, die Hautsinnesorgane in der Weise verändert, wie ich es schon früher geschildert und abgebildet habe. Bei Tritonlarven findet man niemals eine Tieflagerung der Sinnesorgane. Dieselbe besteht erst im Frühjahre nach dem ersten Winterschlafe auf dem Trockenen. Man kann demnach dieses in die Tiefe rücken und die dadurch veranlasste Follikelbildung als die Folge des Landlebens auffassen, wobei die Organe um erhalten zu bleiben diese geschützte Lage einnehmen. Das Bild der Taf. VI, Fig. 11 wird in der Weise verändert, wenn die Tiere im März konserviert sind, ehe sie das Wasser aufsuchten, dass der Krater an seiner freien Oberfläche nicht eine weite flache Mulde darstellt, sondern nur eine sehr feine Öffnung zeigt, durch welche man in einen feinen Kanal kommt. Im Grunde des letzteren liegen die birnförmigen Sinneszellen. Darum die fadenförmigen Stützzellen. An den letzteren sind Veränderungen aufgetreten, welche besonders die den Deckzellen zunächst gelegenen, also am meisten peripher angeordneten betrifft. Hier erleiden diese Elemente einen Verhornungsprozess. Es dringen ferner Pigmentzellen zwischen sie ein und es treten die Pigmentkörnchen auch in den Stützzellen, sowie in den Deck- und den Epidermiszellen sehr reichlich auf, welche den kleinen Krater bilden. Es kommt noch dazu, dass lymphatische Zellen ins Innere des Sinnesorgans von der Nerveneintrittsstelle her gelangen. Dann erleiden die birnförmigen Sinneszellen eine Zerstörung und das ganze Sinnesorgan verfällt einer Rückbildung. Die Stütz- und Deckzellen, als verhornte Gebilde werden mit der ersten Häutung im Frühjahre abgestossen und die Epidermis schliesst sich glatt, ich fand niemals solche Papillenbildungen, wie ich sie bei Cryptobranchus geschildert habe. Ein Hautsinnesorgan, wie es sich im Winter darstellt, habe ich schon in meiner früheren Arbeit (Morphol. Jahrb. Bd. XVIII, Taf. XXV, Fig. 28) abgebildet. Selbstverständlich erleiden nicht alle Hautsinnesorgane im Winterschlaf eine Rückbildung. Viele bleiben erhalten und nehmen mit der Ausbildung des Hochzeitskleides im Frühjahr wieder eine oberflächliche Lage an, wie dies auf Fig. 11 dargestellt ist. Dabei werden aber doch viele von ihren Zellen mit der ersten Häutung abgestossen und die übrigbleibenden vermehren sich durch Teilung. Besonders die Stützzellen werden zum Teil, soweit sie verhornt waren, abgestossen, aber auch viele von den birnförmigen Sinneszellen sind zerstört und aus den unverletzten regeneriert sich

dieser wesentliche Teil des Organs. Bei diesen Regenerationsvorgängen kommt es aber auch zu einer Vermehrung der Organe durch Teilung. Dies kann man leicht bei allen Tritonspecies im Frühjahr beobachten. Einen solchen Befund von Triton alpestris bilde ich auf Taf. VI, Fig. 16 ab. Hier ist ein Hautsinnesorgan im Begriff sich in zwei solche zu teilen. Dies Objekt entstammt einem Tier, welches im April konserviert wurde, nachdem es fünf Tage im Wasser gelebt hatte und bevor noch ein Hochzeitskleid ausgebildet war. Eine Häutung hatte aber das Tier schon am ersten Tage überstanden. Hier erkennt man, dass die Teilung von der Basis des Organs her eintritt. Die Sinneszellen haben sich vermehrt, bilden aber noch einen einheitlichen Bezirk. Die Stützzellen vermehren sich sehr reichlich und in ihnen tritt zuerst die Wachstumstendenz nach zwei Richtungen auf. Es rückt dann ein bindegewebiger Sporn (sp) in das Organ ein, über welchem sich auch kleine Epidermiszellen vom Rande des Organs her einschieben. So wird die Teilung eingeleitet und man findet von da an alle Stadien, derart, dass bald die beiden Sinnesorgane ganz getrennt sind, aber doch in einem gemeinsamen Grübchen ausmünden, dann rücken sie auseinander und sind durch indifferente Epidermis von einander getrennt. So kommen Gruppen von Organen zu stande. Ich fand häufig auch Dreiteilungen und sogar Fünfteilungen, die an senkrechten Schnitten nicht zu übersehen sind, wohl aber aus der Kombination einer Reihe von aufeinanderfolgenden Schnitten oder an Horizontalschnitten nachzuweisen sind. Wir sehen daraus, dass im Frühjahr nicht nur eine Regeneration von Hautsinnesorganen stattfindet, sondern, dass auch zahlreiche Vermehrungen durch Teilung der Winterorgane auftreten. Wenn trotzdem keine übergrosse Zunahme dieser Organe eintritt, so liegt es eben daran, dass eine grosse Anzahl von Winterorganen ganz zu Grunde geht, indem sie veröden und mit der ersten Häutung abgestossen werden.

Von der grössten Wichtigkeit erscheint mir, dass in der Winterruhe und schon vorher in den Sommer- und Herbstmonaten, zur Zeit, wo die Tiere auf dem Lande leben, an den Schutzzellen Verhornungsvorgänge eintreten, wodurch für die zarten von jenen eingeschlossenen birnförmigen Sinneszellen neben der Tieflagerung ein beträchtlicher Schutzapparat gebildet wird.

In Bezug auf die Gruppenstellung der Hautsinnesorgane bei Triton führe ich noch an, dass dieselbe an den Organen des Kopfes sehr ausgesprochen und allgemein besteht, sodass man neben einzeln gestellten Organen solche zu 2—5 dicht zusammen liegende findet. Dabei zeigt sich, dass die einzeln stehenden eine beträchtlichere Grösse besitzen als die Gruppenorgane. Am Rumpf finde ich, dass die drei Seitenlinien sich verschieden verhalten. Die ventrale besteht durch-

weg aus einer Reihe grosser einzeln stehender Organe. Diese sinken im ersten Winterschlaf in die Tiefe, werden aber im Frühjahr immer einfach bei der ersten Häutung wieder regeneriert und verhalten sich wie es Taf. VI, Fig. 11 zeigt. Im Gegensatz dazu besteht bei der lateralen und dorsalen Seitenlinie in hohem Maasse die Tendenz zur Gruppenbildung. Die Organe liegen stets zu 2—5 dicht zusammen, können mit der Zeit aber auch weiter auseinanderrücken, sodass der Gruppencharakter verwischt wird. Die Organe dieser beiden zu Fluren gewordenen oberen Linien sind meist kleiner als die der ventralen Seitenlinie und viele von ihnen behalten eine oberflächliche Lage in der glatten Epidermis bei. Von diesen geht im Winterschlaf auch eine grosse Anzahl ganz zu Grunde. Die überlebenden aber vermehren sich dem entsprechend reichlich durch Teilung. Von den Gruppen ist endlich noch hervorzuheben, dass ihre Organe nicht in linearer Anordnung sitzen, wie bei Menobranchus, sondern auf einem kleinen rundlichen Felde stehen.

Wir kommen demnach zu dem Schluss, dass die Hautsinnesorgane von Triton durch die Lebensweise periodisch eine Steigerung ihrer Leistung und infolge dessen auch eine stärkere Ausbildung erfahren, nicht nur am einzelnen Organ, sondern auch durch Vermehrung der Organe. Auf solche Zeit der stärkeren Entwickelung folgt eine Zeit der Ruhe und partiellen Degeneration, wobei eine grosse Zahl gänzlichem Untergang verfällt, die übrig bleibenden den Boden für eine Wiederentfaltung des ganzen Apparates bilden.

Der Bau der Organe ist durchweg der gleiche: ganz scharf begrenztes Organ der Epidermis, aus centralen Sinneszellen, peripheren Schutzzellen und einfacher Lage platter Deckzellen bestehend. Die Schutzzellen wirken in verschiedener Weise. Auf der Höhe der Leistungsfähigkeit bilden sie nicht nur mechanische, sondern auch chemische Schutzapparate, durch Absonderung einer feinen Schleimsubstanz an die freie Oberfläche. Zur Zeit des Landlebens erleiden sie einen Verhornungsprozess, der indessen nicht alle ergreift. Sie bilden dann einen mächtigen nicht nur mechanischen, sondern auch sensiblen Schutzapparat für die Sinneszellen, denn mechanische Insulte werden durch diese verhornten Elemente den angrenzenden Epidermiszellen der Knospenfollikel, die reichlich mit sensiblen Nerven versorgt sind, mitgeteilt.

Wenn das Organ als solches in dieser Weise stets gleich gebaut ist, so treten Unterschiede darin auf, dass in verschiedenem Maasse benachbarte Teile in den Dienst desselben hereinbezogen werden. Ich erblicke darin eine Anpassung an den Landaufenthalt. Mit der Tieflagerung treten nicht nur benachbarte Epidermisbezirke und deren sensible Nerven in seinen Dienst, sondern auch Bindegewebe und Blutgefässe und es kommt die komplizierte Follikelbildung zu

stande, welche für dies Überdauern des Landlebens von grosser Bedeutung ist. Ich habe schon früher ausgeführt, warum die Tieflagerung vieler solcher Organe bei Perennibranchiaten und Derotremen nicht gegen diese Auffassung spricht. Zunächst ist zu berücksichtigen, dass diese Organismen das bleibende Wasserleben offenbar erst sekundär wieder angenommen haben. Dass sie für das Landleben organisiert sind, ergiebt sich aus dem Vorhandensein von Lungen und Extremitäten, die ein Landleben voraussetzen. Es wäre nun aber nicht einzusehen, warum mit dem dauernd wieder erworbenen Wasserleben nicht auch die oberflächliche Lage der Hautsinnesorgane als dauernde wieder angenommen worden sei. Dafür finden wir in dem Winterschlaf auch dieser stets im Wasser lebenden Formen einen Grund. Während dieser Zeit bedürfen die empfindlichen Hautorgane eines Schutzes und es wäre schwer verständlich, wenn sie dazu sich nicht einer Einrichtung bedienen würden, die sie bei ihrem früheren Landleben einmal erworben haben. Auf Grund dieser Überlegung wird das Bestehen eines Knospenfollikels auch bei Perennibranchiaten und Derotremen vollkommen verständlich und es bleibt doch die Auffassung, dass diese Tieflagerung der Hautsinnesorgane bei Urodelen eine Anpassung an das Landleben ist, zu Recht bestehen.

Pleurodeles.

Pleurodeles: In Pleurodeles haben wir eine ausländische tritonähnliche Form vor uns, welche wegen ihrer eigentümlichen Hautwarzen von Interesse ist. Dieses Tier ist schon mehrfach beschrieben worden. Fraisse beschreibt auch die Hautwarzen, sieht in ihnen aber weniger Horngebilde, als Pigmentorgane und betont, dass hier der Farbstoff in dem Kern der Zellen zuerst auftritt. Die Verbreitung der dunkelbraunen Wärzchen ist eine ganz allgemeine über den ganzen Körper. Sie bilden flache Erhebungen, auf deren Kuppe ein scharf gegen die übrige gelbbraune Färbung sich abhebender dunkelbraunschwarzer Fleck sich zeigt. Derselbe ist oft rundlich, oft auch nierenförmig oder unregelmässig vielfach eingekerbt. Auf Taf. V, Fig. 16 bilde ich einen senkrechten Schnitt durch ein solches Gebilde ab. Daran erkennt man zunächst, dass die Warze durch keine Art von Lederhauterhebung gebildet ist, sondern ein epidermoidales Organ darstellt. Solches Verhalten zeigt sich besonders am Kopf und auf dem Rücken nahe der Mittellinie. Seitlich am Körper sind starke Koriumpapillen entwickelt und auf der Spitze derselben sitzt ein Gebilde, wie ich es hier schildere: Über einer basalen gleichmässigen Lage kubischer oder cylindrischer Zellen finden sich ganz lokal zwei Lagen grosser Zellen, welche die Zellen mittlerer Epidermislagen der indifferenten Oberhaut um das 3—4fache an Grösse übertreffen. Darauf folgen zwei Lagen verhornter ebenso grosser Zellen und diese Zellen sind es, welche reichlich braunschwarzes Pigment führen.

Besonders die oberflächlichste Lage ist ganz dunkel. Sie besteht aus fast kubischen, enorm grossen Zellen, die am Rand der Warze in die platten pigmentlosen Zellen der gewöhnlichen Epidermis kontinuierlich übergehen. Pigment zeigt sich nur in den beiden oberflächlichsten Zellenlagen, tritt gleichzeitig mit dem Verhornungsprozess auf. Ich kann die Angaben Fraisses bestätigen, insofern hier sicher Pigmentkörner im Kern auftreten, ebenso zeigt sich der dunkelbraune Farbstoff wie eine Wolke um den ganzen geschrumpften Kern (vergl. Fig. 16). Die Schrumpfung des Kerns tritt zugleich mit dem Erscheinen der Pigmentkörner in seinem Innern ein. Das Pigment nimmt in der oberflächlichsten Zellenlage noch mehr zu. Diese Lage erscheint ganz dunkelbraun. Dadurch, dass das Pigment im Zellkörper die gleiche Farbe besitzt, wie das im Kern, wird der letzte kaum sichtbar. Das Pigment besteht aus ungemein feinen Körnchen und dadurch, dass auch die Hornsubstanz braungelb gefärbt ist, macht es oft den Eindruck einer diffusen Verteilung im Zellenkörper. Für die spätere Beurteilung dieser Hautwarzen erscheint es mir von Bedeutung, dass auch da, wo unter der Epidermis hohe und breite Koriumpapillen entwickelt sind, in deren Gewebe niemals stärkere Nerven ausgebildet sind, oder Organe zu finden sind, die an Tastkörperchen erinnern.

Betrachten wir die Hautsinnesorgane von Pleurodeles, so ist ihr Bau, wie bei Tritonen, nur ist ihre Tieflagerung noch eine beträchtlichere; im übrigen entspricht das einzelne Organ genau den dort geschilderten Befunden. In Hinsicht auf ihre Anordnung am Körper zeigen sie aber wieder eine für mich bedeutungsvolle Erscheinung. Im allgemeinen sind sie viel zahlreicher als bei Triton. Sie halten sich am Kopf und Körper an die bekannten Linien. Am Kopf bilden sie Reihen sehr dicht gestellter Organe, in der Schläfengegend bilden sie sehr regelmässige Gruppen und in jeder einzelnen stehen 3—4 Organe in einer geraden Linie, die an der Schläfe in verschiedener Richtung verlaufen. Am Körper finden sich gar keine einzeln stehenden Organe, es ist hier ausschliesslich eine Gruppenstellung vorhanden. Die dorsale Seitenlinie nahe bei der dorsalen Mittellinie jederseits besteht vom Nacken bis zur Schwanzwurzel aus Gruppen von 3—5 Organen, die kleine dorso-ventral verlaufende Reihen bilden. Dieselben finden sich bald näher bald entfernter von der dorsalen Mittellinie, so dass alle zusammengenommen einen recht beträchtlichen Teil der dorsalen Körperoberfläche mit solchen Gruppen von Organen bedecken. Von der Schwanzwurzel an nehmen die Gruppen dieser dorsalen Seitenlinie allmählich einen Längsverlauf und es liegen solche von 3—5 Organen jederseits dem dorsalen Schwanzsaum an seiner Basis dicht angelagert. Diese erstrecken sich bis fast zur Spitze des Schwanzes. Die laterale Seitenlinie besteht ebenfalls

Hautsinnesorgane.

aus Organgruppen, die aber der Längsachse des Körpers parallel angeordnet sind. Dieselben bestehen auch wieder aus 3—5 Organen und erstrecken sich etwa noch 1,5 cm weit über die Schwanzwurzel auf den Schwanz, um dann aufzuhören. Die ventrale Seitenlinie zeigt die gleiche Ausdehnung, wie bei Triton, endigt vor der Kloake und ist ebenfalls aus Gruppen, welche kleine Längsreihen darstellen, zusammengesetzt. Die Gruppenstellung steht in ihrer Art derjenigen, die ich bei Dactylethra und Menobranchus geschildert habe, sehr nahe, aber eine jede Gruppe sitzt in der flachen Haut, beeinflusst die umgebende Haut nicht so wie bei jenen Formen, es ist nur jedes einzelne Organ, wie bei Triton und Menobranchus in die Tiefe gesenkt und bildet einen Follikel. Bei Menobranchus lassen die Organe einer solchen Gruppe noch ausserdem im ganzen eine geringe Tieflagerung in eine kurze von zwei kleinen Hautfalten überwellten Rinnen erkennen, während bei Dactylethra jede Gruppe auf einer durch Verdickung der straffen Lederhaut verursachten leichten leistenartigen Erhebung der Haut aufsitzt.

Die Hautdrüsen zeigen bei Pleurodeles nichts, worin sie von den Zuständen bei Triton abwichen.

Salamandra: Salamandra maculata und atra zeigen in der Ausbildung ihrer Haut zunächst insofern ein von Tritonen abweichendes Verhalten, als die Hautsinnesorgane mit der Metamorphose eine völlige Rückbildung erleiden. Man kann bei allen Tieren auch keine Spur von Resten solcher mehr nachweisen. Ich habe viele Exemplare von Salamandra maculata in verschiedenen Stadien unmittelbar nach der Metamorphose bis 4 Wochen später untersucht und finde, dass die spezifischen Sinneszellen und die Stütz- mit den Deckzellen der Hautsinnesorgane abgestossen werden. Man findet gerade bei Tieren, welche eben die Metamorphose bestanden haben, die Hautsinnesorgane in dem Zustande derart, dass von Sinneszellen nur eine oder zwei in der Mitte des Organrestes nachweisbar sind. Die Stützzellen sehen trübkörnig aus und die Kerne färben sich kaum. Dagegen finden in den unmittelbar angrenzenden Zellen der Epidermis Vermehrungsvorgänge statt, wie aus der viel dichteren Anordnung der Kerne und ihrer sehr intensiven Färbung hervorgeht. So fand ich ein Organ der lateralen Seitenlinie, während an der ventralen Seitenlinie beiderseits kleine scharf begrenzte Bezirke der Epidermis etwas rundlichere und stärker gefärbte Kerne erkennen liessen an den Stellen, wo vorher ein Hautsinnesorgan lag. Noch etwa acht Tage lang treten diese Punkte, welche durch ihre Anordnung sofort auffallen durch intensivere Färbung gegen die übrige Epidermis hervor, dann sind sie nicht mehr sichtbar. Es ist dies der direkte Beweis dafür, dass

diese Organe nicht den Boden für die Ausbildung von Hautdrüsen darstellen, sondern spurlos verschwinden. Im übrigen ist von der Oberhaut des Salamanders nichts Neues zu berichten. Man hat ein Stratum prof. s. plasmaticum zu unterscheiden, das durch ein Strat. intermedium in ein oberflächliches Stat. corneum übergeht. Lymphzellen kommen äusserst spärlich in der Epidermis vor. Sie finden sich nur reichlicher zwischen den birnförmigen Zellen der Hautsinnesorgane. Pigmentzellen finden sich zum Teil mit ihren verästelten Fortsätzen ganz in den Intercellularlücken eingelagert, zum Teil erstrecken die subepidermoidalen Chromatophoren ihre mit Pigment beladenen Fortsätze zwischen die Epidermiszellen hinein. Dass sie für den Transport von Farbstoff in die Epidermis von Bedeutung sind, ist in zahlreichen Arbeiten behandelt worden. Viele leiten das Pigment, welches sich sehr reichlich auch im Plasmakörper der Epidermiszellen vorfindet, von diesen pigmentierten Bindegewebszellen ab. Indessen findet man solches auch häufig in Epidermiszellen, an Punkten, wo im unterliegenden Gewebe keine Chromatophoren nachweisbar sind, also kann den Epidermiszellen die Fähigkeit selbst aus aufgenommenen farblosen Ingredientien Pigment zu bilden nicht abgesprochen werden.

Hautwarzen sind bei Salamandra auf dem Rücken vielfach entwickelt, sie bestehen aber lediglich aus rundlichen breiten Erhebungen der Lederhaut, die Epidermis zieht glatt darüber weg, ohne durch lokal verstärkte Verhornung etwa wie bei Pleurodeles daran Teil zu nehmen. Hinsichtlich dieser Hautwarzen, die oft auch durch mächtige Drüsenglobuli verursacht sind, bestehen demnach hier gleiche Verhältnisse wie bei Triton cristatus und alpestris. Es fehlen stets die fingerförmigen feinen Lederhautpapillen, wie ich sie bei Cryptobranchus als zum Stratum corneum hindurchreichend beschrieben und abgebildet habe.

Beurteilung der Befunde der Amphibienhaut.

Die Kutis der Amphibien habe ich in vorstehendem nach verschiedenen Richtungen hin geschildert und will versuchen in Kürze die wesentlich erscheinenden Punkte hier hervorzuheben und auf ihre Bedeutung zu prüfen. Die Ausbildung der Oberhaut wird bei den heute lebenden Formen nicht durch Koriumschuppen beeinflusst. Man hat vielfach darauf hingewiesen, dass die

Epidermis der Amphibienlarven derjenigen der Fische vergleichbar sei. Das ist nicht richtig. Die einzigen Drüsenzellen, welche in der Oberhaut der Amphibienlarven vorkommen, sind die grossen Leydigschen Zellen, die zuweilen glasigen homogenen, bald körnigen Schleim enthalten. Bei Anurenlarven sind fadenhaltige grosse Zellen von Leydig beschrieben worden, die wohl auch dahin gehören. Die kleinen Epidermiszellen lassen niemals eine Umbildung zu Schleim- oder Becherzellen erkennen, wie das bei Fischen überall der Fall ist. Die Zellen bleiben bis zur oberflächlichen Lage protoplasmatisch und sind hier mit Kutikularsaum versehen.

Bei Perennibranchiaten bildet sich im Alter ein vielschichtiges Stratum corneum an der Oberfläche aus, das bei Caducibranchiaten nach der Metamorphose eine grosse Mächtigkeit erreicht. Wie somit im allgemeinen ein intensiver Verhornungsprozess hier die ganze Oberhaut ergreift, so sehen wir einen solchen ausserdem durch Warzenbildungen verschiedener Art, von welchen nachher die Rede sein soll, noch lokalisiert gesteigert.

Ich bin näher auf die Entwickelung des Integuments beim Frosch eingegangen, angeregt durch den Nachweis von glatten Muskelzellen im Korium. Indem diese Elemente direkt in die Epidermis und zu deren oberflächlichsten verhornten Zellen hin verliefen, liessen sie eine ektodermale Herkunft vermuten. Es war dies einmal deswegen von Interesse, weil die glatten Muskelzellen als Beleg der Hautdrüsen schon von mehreren Autoren mit Recht als differenzierte Epidermiszellen aufgefasst wurden (Heidenhain, Nicoglu). An den von mir beschriebenen Punkten traten sie nun ganz unabhängig von Drüsenorganen auf. Ferner regt diese Thatsache die Frage an, ob die Epidermis ausser den glatten Muskelzellen nicht auch andere Elemente des Korium hervorgehen lässt. Schon von verschiedenen Seiten wurde auf bestimmte Verbindungen zwischen Epidermiszellen und den Elementen des Korium hingewiesen (Schuberg). Andererseits wurde der Versuch gemacht eine ganze Gewebsgruppe, die Gewebe der Hartsubstanzen vom Ektoderm abzuleiten (Klaatsch's Skleroblasten bei Selachiern und Teleostiern). Solche Versuche sind zwar mit Vorsicht aufzunehmen, aber es liegt ihnen doch ein richtiger Gedanke zu Grunde, dass nämlich phylogenetisch das Skeletsystem ektodermalen Urspungs sei. Ich habe oben darauf hingewiesen, wie viele Bilder dafür sprechen, dass an dem Wachstum des Korium auch die Epidermis beteiligt ist. Bei der ausschliesslichen Herkunft dieser Hautschicht aus dem Kutisblatt des Urwirbels müsste der Epidermis dicht angeschlossen stets die ältest gebildete Lage des Korium sich finden und in der Tiefe, da wo das Epithel des Kutisblattes lange erhalten bleibt, die fortwährende Weiterbildung, das Dickenwachstum des

Korium stattfinden. Das ist nicht der Fall. Vielmehr findet sowohl in der Tiefe als an der der Epidermis dicht angeschlossenen Fläche des Korium eine fortwährende Anbildung von Lamellenschichten statt. Man hat vielfach betont (Rabl u. a.), dass die basale Epidermisfläche auf senkrechten Schnitten stets ganz scharf erkennbar sei, wie dies z. B. bei Selachierembryonen hervorgehoben wurde. Bei Amphibien und Sauropsiden ist das embryonal nur in frühen Stadien der Fall. Zur Zeit, wo die lamellöse Lederhaut in voller Bildung begriffen ist, zeigt sich die basale Fläche der Epidermiszellen stets in direkter Verbindung mit den unterliegenden Koriumelementen und es giebt keinen Grund, die Beteiligung vom Epithel an der Bildung anderer Gewebe in Abrede zu stellen. Die Aufgabe des Ektoderm ist nach meinen Beobachtungen eine sehr vielseitige. Es stellt ein Keimblatt dar, das sich nicht auf die Bildung der einfachen Oberhaut beschränkt.

Wenn die Entwickelung der Lederhaut abgeschlossen ist, so setzt sich oft die Oberhaut wieder schärfer von jener ab; sie zeigt aber doch stets Verbindungen damit, die sicherlich nicht nur nervöser und ernährender Natur sind.

Aber auch wenn die basale Epidermisgrenze ganz scharf ist, so ist nicht ausgeschlossen, dass sie sich insofern als Keimblatt an der Bildung unterliegenden Gewebes beteiligt, als sie einzelne Zellen allenthalben aus ihrem Verbande austreten und in die Tiefe rücken lässt. Dabei kann die scharfe Grenze ganz erhalten bleiben. Ich habe viele Schnittbilder gefunden, die sogar gar keine andere Deutung zulassen.

Die Oberhaut der Amphibien ist hinsichtlich der exkretorischen Elemente viel höher differenziert als diejenige der Fische, insofern neben den einfachen Drüsenzellen (Leydigschen Zellen) schon bei den Larven komplizierte Drüsen zur Ausbildung kommen, welche als alveoläre Drüsen die exkretorischen Zellen im Inneren, als integrierenden Bestandteil aber stets einen peripheren Beleg von glatten Muskelzellen besitzen. Wie die exkretorischen Zellen der Oberhaut bei Fischen sehr mannigfaltig ausgebildet sind, so ist auch das Exkret der Drüsen bei Amphibien ein sehr verschiedenes (Schleimdrüsen, Giftdrüsen). Die Drüsen, schon bei der Larve angelegt, erfahren nach der Metamorphose ihre volle Ausbildung.

Ausser den Drüsenorganen treten bei Amphibien Hautsinnesorgane sehr reichlich ausgebildet auf. Dieselben stehen bei der Larve auf der Höhe ihrer Ausbildung, da sie für das Wasserleben eingerichtet sind.

Es ist aber von Bedeutung, dass sie auch bei Caducibranchiaten nach der Metamorphose nicht immer eine Rückbildung erfahren, sondern sowohl bei

gewissen Formen der Urodelen sowie der Anuren erhalten bleiben, z. B. bei Triton und Dactylethra.

Alle diese Organe stellen niemals Endknospen dar, sondern sind immer und ausschliesslich nach dem Typus der Endhügel gebaut. An Stelle der Seitenlinie der Fische, welche grosse Sinnesplatten in tiefgelagerten Kanälen angeordnet zeigen, ebenso wie sie in den Kopfkanälen sich finden, sind hier in dieser Linie und am Kopf teils Reihen einzeln gestellter Endhügel, teils Gruppen solcher entwickelt. Bei Triton sind es Reihen einzelner Organe, bei Pleurodeles, Menobranchus und Dactylethra stellen sie lineare Gruppen dar. Die Gruppenstellung ist nicht in Anpassung an Schuppen ausgebildet, auch nicht etwa so aufzufassen, dass sie nach Schwund von Schuppen noch deren früheres Bestehen erkennen lassen, also gleichsam durch solche ursprünglich bedingt sind. Die Gruppenstellung ist hier vielmehr so zu verstehen, dass die Organe einer Gruppe alle durch Teilung aus einem einzigen embryonal an ihrer Stelle befindlichen Endhügel hervorgegangen sind. Sie werden auch von einem kleinen Nervenstämmchen gemeinsam mit spezifischen Sinnesnerven versehen. Bei der Larve von Triton, wie bei allen jungen Tieren anderer Amphibien nehmen die Hautsinnesorgane eine oberflächliche Lage in der glatten Epidermis ein. Sie bilden höchstens eine leichte Prominenz an der Oberfläche, die Basalfläche der Oberhaut verläuft ganz glatt und gleichmässig darunter weg. Nach der Metamorphose wird das anders. Die Organe sinken in die Tiefe und bilden Knospenfollikel, wie ich dies oben schilderte. Diese Tieflagerung erfährt jedes Organ für sich allein. Bei Triton, wo sie einzeln stehen, ist dies selbstverständlich. Aber auch bei Pleurodeles und Dactylethra, wo lineare Gruppen bestehen, ist zwar jedes einzelne Organ in die Tiefe gerückt, die ganze Gruppe nimmt aber keine weitere Tieflagerung ein. Das findet sich dagegen bei Menobranchus sehr schön ausgebildet, wo eine ganze Gruppe von Organen tief gelagert ist, sodass man sie mit der Loupe nur als einen linearen Spalt erkennt. Ausserdem bildet innerhalb einer Gruppe jedes Organ für sich einen eigenen Follikel. Bei Triton finden sich am Kopfe sehr häufig nicht lineare, sondern Flächengruppen von Organen. Wie diese durch Teilung von einem Organe aus entstehen, kann man leicht nachweisen. Man findet häufig 2—5 solcher Organe in gemeinsamer Tieflagerung in einem Follikel vereinigt und erkennt daran die verschiedensten Grade der Sonderung in zwei und mehr solcher Organe.

Die Tieflagerung der Organe ist eine Schutzeinrichtung für dieselben. Eine letztere ist weiter ausgebildet durch Veränderung gewisser Zellen. An jedem Organ sind Sinneszellen, Stütz- und Deckzellen zu unterscheiden. Dadurch, dass die beiden letzteren Zell-

formen verhornen, bieten sie besonders während des Landaufenthaltes (Triton) eine wichtige Schutzeinrichtung für die zarten Sinneszellen, die sie umschliessen.

Ausser den Hautsinnesorganen findet man in der Haut der Amphibien verschiedene Arten von Hornwarzenbildungen und von Tastflecken. Niemals zeigen indessen diese Gebilde Tieflagerungen, wie es z. B. die Perlorgane von Rhodeus und gewisser indischer Cyprinoiden nach Leydig erkennen lassen.

Die Hautwarzen der Amphibien sind zweierlei Art. Erstens einfache kleine oder grössere Kegel verhornter Epidermiszellen wie z. B. die Hornkegel von Triton, die nur aus 3—4 Zellen bestehen, oder die breiten Hornwarzen von Pleurodeles, welche sich auf einen grösseren Flächenraum ausdehnen. Bei diesen Gebilden spielen Nerven gar keine Rolle.

Die zweite Art von Hautwarzen zeigt unter verhornten Bezirken Tastkörperchen in dem Korium ausgebildet. Diese sind für mich sehr bedeutungsvoll. Wir sehen solche beim erwachsenen Frosch in Reihen an Kopf, Rumpf und Extremitäten auftreten (Merkel). Sie bilden sich beim jungen Fröschchen nach der Metamorphose zuerst an Stelle der eliminierten Hautsinnesorgane besonders am Kopf und der dorsalen Seitenlinie. Bei solchen Warzen, die genau das Aussehen der Perlorgane bei Knochenfischen haben, ist ein grosszelliges Keimlager und ein Kegel von verhornten Zellen zu unterscheiden. Bei diesen jugendlichen Organen fehlen die Tastzellen im Korium, weil durch die Eliminierung der Hautsinnesorgane die ihre Bildung veranlassenden Zellen beseitigt wurden. Später treten an solchen Gebilden die Hornkegel mehr in den Hintergrund, es bilden sich flache rundliche Epidermisbezirke, aus grossen Zellen bestehend, und unter diesen findet man Tastkörperchen.

Bei Cryptobranchus habe ich genauer die Eliminierung von Hautsinnesorganen geschildert und dargestellt, wie an deren Stelle epidermoidale Elemente in die Tiefe rücken und sich von der Epidermis ablösen können. Solche führen zur Bildung von Tastkörperchen. Fragen wir nach der Herkunft dieser Zellen, so sind dieselben zum Teil Zellen der das Hautsinnesorgan umgebenden Epithelzellen. Dann wird kein wahres Tastkörperchen gebildet. Ein solches entsteht nur dann, wenn an einer bestimmten Stelle ein Hautsinnesorgan nicht zur Ausbildung kommt, sondern die betreffenden Epidermiszellen in die Tiefe rücken. Solche wahre Tastkörperchen können sich also nie bilden, wenn an einer Stelle ein Hautsinnesorgan ausgestossen wurde. So erklärt sich ihr Fehlen bei den Perlorganen der Knochenfische und bei jenen Hautwarzen der Amphibien, die an Stelle eliminierter Haut-

sinnesorgane entstanden sind. An der Stelle eines solchen Organes werden häufig auch eigentümliche fadenförmige Koriumpapillen ausgebildet, die sich bis zum Strat. corneum erstrecken und eine grosse Ähnlichkeit mit den Lederhautpapillen der Säugetiere erkennen lassen.

Ich bin demnach der Ansicht, dass die Hautsinnesorgane der im Wasser lebenden Wirbeltiere den Boden abgeben für verschiedenartige Epidermoidalorgane, welche schon bei Knochenfischen in den Perlorganen, ähnlich auch bei Amphibien ausgebildet sind. Diese Punkte sind aber erst bei der Vergleichung der Integumentalorgane aller Wirbeltiere genauer auszuführen.

Reptilien.

Bei Reptilien hat die Oberhaut zum erstenmal eine völlig lufttrockene Beschaffenheit. Dies hängt zusammen mit der völligen Aufgabe des Wasserlebens. Der lufttrockene Zustand wird aber beträchtlich erhöht durch ein gänzliches Fehlen von Hautdrüsen. Die einzigen Organe die man wohl mit Drüsen in Beziehung brachte, die Schenkelporen der Eidechsen sind schon von Leydig als das was sie sind, nämlich als Horngebilde erkannt worden.

Die Haut sämtlicher Reptilien zeichnet sich vor derjenigen der Amphibien durch die Ausbildung von Schuppen aus. Solche sind hervorgebracht durch Erhebungen der Lederhaut, und wo in denselben wirkliche knöcherne Hartgebilde entstehen, wie bei Anguis, haben wir es mit wirklichen Koriumschuppen zu thun. Die Koriumerhebungen bedingen eine Anpassung der Epidermis an diese Bildungen. Ich erinnere hier an die Verhältnisse, wie ich sie bei Knochenfischen, z. B. der Barbe, schilderte. Bei der Lufttrockenheit wird der Verhornungsprozess, der bei wasserlebenden Tieren schon bestand, in hohem Grade gesteigert und der höchste Grad wird erreicht auf der Oberfläche der nach hinten umgelegten sich dachziegelartig deckenden Koriumpapillen. So entstehen Hornschuppen als epidermoidale Gebilde, die aber auf dem Boden von Koriumerhebungen erst sich bilden, durch letztere bedingt sind. Man kann demnach die Reptilienschuppen nicht als Epidermoidalorgane, sondern muss sie als Integumentalorgane auffassen.

Bei der Untersuchung der Epidermis der Reptilien muss man auch den durch das Korium bedingten Unterschieden Rechnung tragen, ähnlich wie ich dies bei Knochenfischen bereits gethan habe. Dachziegelartig sich deckende Schuppen haben nicht alle Reptilien. Bei vielen sind dieselben einfache, durch Furchen getrennte Platten und Plättchen von sehr verschiedener Grösse (Chamaeleo, Crocodilus). Auch bei Lacerta sind sie an manchen Körperstellen so ausgebildet, auf der Rückenfläche aber sind es schon umgelegte, sich mit den benachbarten deckende Gebilde. Am typischsten wie Dachziegel sind sie wohl bei Schlangen entwickelt.

Abgesehen von dem hier sich an den verschiedenen Teilen der Schuppen ungleich verhaltenden Verhornungsprozess ist auch die Beziehung der Epidermis zur Pigmentbildung zu betrachten. Ferner erscheint von Bedeutung die Beziehung zu dem unterliegenden Bindegewebe.

Gehen diese Fragen mit den Schuppen die allgemeine Hautbekleidung an, so sind ausser diesen noch andere bestimmte Organe ausser den Schuppen in der Haut genauer zu untersuchen und diese bieten für mich das meiste Interesse. Dies sind eigentümliche auf den Schuppen sitzende Organe, die unter sehr verschiedenen Bezeichnungen beschrieben wurden. Leydig hat sie wohl meist unter die Hautsinnesorgane gestellt (z. B. Kopfgruben der Schlangen). Merkel hat sie als Tastorgane geschildert. Man weiss, dass bei vielen Reptilien solche Organe auf den Schuppen fehlen. So sind sie mir bei Eidechsen z. B. nur am Kopf begegnet, während sie sich bei Blindschleichen auf jeder Schuppe am ganzen Körper finden. Bei Krokodilen finden sie sich bei amerikanischen Formen auf jeder Schuppe, bei afrikanischen und asiatischen fehlen sie. Bei Schlangen verhalten sie sich ebenfalls verschieden. Bei vielen ist auf jeder Schuppe ein solches Organ, bei anderen finden sich zwei, bei wieder anderen fehlen sie ganz. Man hat sie zu systematischen Zwecken benutzt. Abgesehen von diesen Organen, die noch einer Vergleichung mit Epidermoidalorganen anderer Wirbeltiere bedürfen, habe ich die Entwickelung und den Bau der Schenkelporen bei Eidechsen genauer studiert, in Hinblick darauf dass Leydig diese Gebilde zusammen mit den Perlorganen der Knochenfische als Vorläufer der Säugetierhaare in Anspruch nimmt.

Hatteria stelle ich in den Schilderungen voran, weil diese Form unter den von mir untersuchten Reptilien in Bezug auf die Haut die einfachsten und, wie mir scheint, die primitivsten Zustände zeigt. Die ganze Körperoberfläche ist mit Schuppen besetzt, die denjenigen der Eidechsen ähneln, aber weniger prominent sind. Die Epidermis ist sehr gleichartig und zeigt sehr einfache Zustände Hatteria.

(Taf. VII, Fig. 1). Man unterscheidet an ihr vier Schichten: 1. ein tiefes Stratum profundum s. plasmaticum, welches eine basale sehr regelmässige Cylinderzellenlage und darüber eine oder zwei Lagen abgeplatteter, aber völlig protoplasmatischer Zellen besitzt (p). Darauf folgt: 2. ein Stratum intermedium (i): Dasselbe besteht meist aus einer einzigen Zellenlage, deren Elemente abgeplattet sind. Jede Zelle lässt einen peripheren, stark lichtbrechenden homogenen Teil erkennen, der sich wie eine sehr dicke Zellmembran darstellt. Innerhalb findet sich ein heller mit glashellen Tröpfchen erfüllter Teil und inmitten dieser Tröpfchen befindet sich der Kern, welcher oft seine normale Form und sein Tinktionsvermögen erhalten hat, oft aber geschrumpft und blass erscheint. Auf diese Lage folgt 3. das oberflächliche Stratum corneum (c), welches stark lichtbrechend erscheint, mit unregelmässigen Streifen feinster Pigmentkörnchen durchsetzt ist und eine feine horizontale Streifung erkennen lässt, als Ausdruck seiner Zusammensetzung aus vielen übereinander geschichteten, völlig verhornten Zellschüppchen. Diese Zusammensetzung tritt deutlich hervor bei längerer Erhitzung dieses Stratum corneum in 20 % Kalilauge, wobei man erstens erkennt, dass es sehr reichliche Zellenlagen sind, die es bilden und ferner, dass das feinkörnige Pigment in diesen gänzlich verhornten Zellenschüppchen enthalten ist. Ein Kern ist aber in letzteren nicht mehr nachweisbar. Diesem Stratum corneum ist 4. als oberflächlichster Abschluss ein Oberhäutchen (o) aufgelagert, welches aus sehr kleinen, mit schrägen geradlinigen Grenzen aneinanderschliessenden Hornschüppchen besteht. Diese sind stärker lichtbrechend als das Stratum corneum. Diese Schichten der Oberhaut sind auf der freien Oberfläche jeder Schuppe deutlich zu unterscheiden und nur das Stratum corneum erscheint in den Schuppentaschen weniger dicht gefügt und von geringerer Dicke. Direkt unter der Epidermis findet sich ein sehr dickes Stratum pigmentosum der Lederhaut. Dasselbe besteht aus grossen mit körnigem Pigment beladenen Zellen, welche Fortsätze besitzen, die zum Teil zwischen die basalen Zellen der Epidermis sich hineinerstrecken. Das in diesen Chromatophoren enthaltene Pigment besitzt sehr verschiedene Farbe, es ist durch die Behandlung zum Teil ausgebleicht, sodass der dunkelbraune und schwarze Farbstoff bedeutend vorherrscht. Das Stratum pigmentosum ist dem oberflächlichen Teil des Korium eingelagert, das, abgesehen von Pigmentzellen, aus lockerem Bindegewebe mit wenig Fibrillen besteht und von grossen Spalträumen durchsetzt ist. Das tritt hervor an Stellen, wo die Pigmentzellen fehlen. Diese ganze Schicht bezeichne ich als subepidermoidale Schicht (Taf. VII, Fig. 11), die demnach an den meisten Stellen durch die Einlagerung der Chromatophoren zu einem Stratum pigmentosum wird. Unter dieser Schicht folgt die straffe Lederhaut, die ebenso wie bei Amphibien und

Fischen aus übereinander geschichteten Lamellensystemen besteht. Die parallelen Faserbündel einer Lamelle kreuzen sich stets rechtwinkelig mit den Faserbündeln der nächstfolgenden Schicht.

Tastflecken.

Die Schuppen von Hatteria zeigen nun sehr bemerkenswerte Gebilde, deren Untersuchung mir grosses Interesse bot. Man erkennt nämlich am hinteren freien Rande derselben helle Flecken, klein, kreisrund und mit leicht verwaschenem Rande. Solche Flecken finden sich in ungleicher Zahl auf der Schuppe, bald ist es nur einer, bald sind es mehr, bis zu sechs konnte ich nachweisen. Ihre Anordnung ist auf der Textfigur 9 angegeben. Auf einem senkrechten Schnitt durch die Mitte eines solchen Gebildes erkennt man seinen Bau, wie er auf Taf. VII, Fig. 11 dargestellt ist. Man sieht, dass hier sowohl die Epidermis als auch das subepidermoidale Gewebe beteiligt ist. In der Epidermis ist ein scharf abgegrenzter kleiner Bezirk modifiziert. Dies betrifft in hervorragendem Maasse die basale Zellenschicht, welche als einfache Lage das ganze Stratum profundum der Oberhaut darstellt. Die Zellen sind hier gross, cylindrisch, sehr hell, das Plasma ist sehr reichlich und sehr feinkörnig, färbt sich viel blasser als an den angrenzenden basalen Epidermiszellen. Die Kerne sind kugelig und liegen im Centrum der Zelle. Diesen Zellen sind die Elemente des Stratum intermedium unmittelbar aufgelagert. Dieselben sind ganz platt, glashell und besitzen sehr kleine, kugelige, blassgefärbte Kerne. Darauf folgt dann ein starkes Stratum corneum, welches hier etwas aufgelockert erscheint und infolge dessen diesen Epidermisbezirk sich ganz leicht konvex über die Oberfläche der Haut erheben lässt. Durch die Auflockerung dieser Schicht hier hat das Oberhäutchen schon etwas gelitten. Das Stratum corneum färbt sich bei der Hämatoxylin-Säurefuchsin-Pikrinsäurefärbung mit einem leicht violetten Ton und tritt dadurch gegen das im übrigen hellstrohgelb gefärbte Stratum corneum der glatten Oberhaut hervor. An der Stelle dieses Epidermisgebildes ist auch die subepidermoidale Schicht verändert. Die basalen grossen Epidermiszellen, in welchen ich den wesentlichen Teil des Organes erblicken muss, senden feine faserige Fortsätze in die Tiefe, welche direkt unter den Zellen ein verfilztes Faserwerk bilden, in dessen Innerem auch hier und da eine verästelte Zelle nachweisbar ist. Dadurch entsteht gerade unter dem Epidermisorgan ein kleines Polster (n), mit in die Tiefe gerichteter Konvexität, das ganz pigmentfrei ist und das Stratum pigmentosum eindrückt, wie das auf

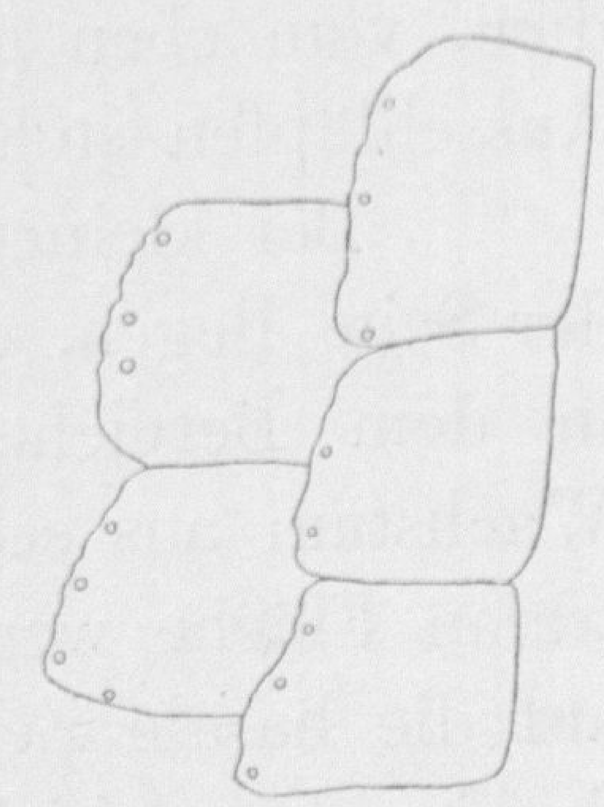


Fig. 9.
Einige Körperschuppen aus der seitlichen Bauchgegend von Hatteria zur Demonstration der Tastflecken.

Fig. 11 ersichtlich ist. In dieses Netzwerk verläuft eine Nervenfaser, aus der Tiefe her das Stratum pigmentosum durchsetzend. Daraus schliesse ich, dass wir es hier thatsächlich mit einem Hautsinnesorgan und zwar epidermoidaler Natur zu thun haben, das aber wesentlich verschieden ist von einem Hautsinnesorgan bei Fischen und Amphibien.

Was die Verbreitung dieser Organe betrifft, so finden sie sich auf allen Schuppen des Kopfes und des Rumpfes, doch so, dass sie auf der dorsalen Körperhälfte und in der vorderen Körperhälfte in reichlicherer Zahl auftreten, d. h. ihre Zahl nimmt ventralwärts und nach dem Schwanz zu ab.

Lacerta.

Lacerta: Die Eidechsen boten mir das Objekt, um die Entwickelung der Oberhaut noch einmal mit Berücksichtigung der wertvollen Angaben von Kerbert zu untersuchen. Es dienten mir dazu Embryonen verschiedener Stadien, vom eben gekrümmten Embryo an, bis zu solchen, die gerade vor dem Ausschlüpfen stehen.

Entwickelungsgeschichtliches.

Bei kleinen Embryonen von 3 mm Länge, die gekrümmt sind und auf der Seite liegen, erkennt man, dass die Oberhaut an der Dorsalfläche des Embryo, in dem Bereiche des Centralnervensystems offenbar durch dessen intensives Wachstum aus sehr stark abgeplatteten Zellen besteht. An der Seiten- und ventralen Fläche werden die Zellen kubisch. Dieser Unterschied beschränkt sich auf die basale Zellenlage. Die Epidermis ist durchgehends zweischichtig. Auf der basalen Schicht findet sich eine Deckschicht ausgebildet, die überall aus ganz grossen Zellplatten besteht. Diese sind an den Stellen, wo auch die basalen Elemente abgeplattet sind, so ausgedehnt, dass die Oberhaut hier oft den Eindruck einer einschichtigen Lage macht. Bei älteren Embryonen von 1 cm Länge findet man das Medullarrohr schon nicht mehr in so starkem Wachstum begriffen, die Rumpfmuskulatur ist zu seinen beiden Seiten emporgewachsen und die Epidermis hält nun gleichen Schritt mit diesen Organen. Dies sieht man daran, dass bei zweischichtigem Zustand die Zellen der basalen Schicht hier überall in der dorsalen Körperhälfte hohe Cylinderzellen sind. Dagegen zeigt sich der Epidermisüberzug der ventralen Körperhälfte durch die mächtig sich ausbildenden Organe: Herz, Lungen und Leber, welche die Brust- und Bauchwand ausdehnen, aus ganz abgeplatteten Zellen bestehend. Nur an den Extremitätenanlagen zeigt die Epidermis von vorn herein eine basale Lage hoher Cylinderzellen. Überall findet sich eine Deckschicht von platten Zellen. In diesem Stadium findet sich noch kein Pigment in der Oberhaut.

Eidechsenembryonen, welche ca. acht Tage vor dem Ausschlüpfen konserviert wurden, zeigen bereits die Anlagen von Schuppen in Gestalt von regelmässigen

Koriumerhebungen, die eine leichte Neigung nach hinten zeigen. Dadurch wird die Epidermis beeinflusst, in sofern auf dem, der späteren freien Oberfläche der Schuppe entsprechenden Bezirk der zweischichtige Zustand der Oberhaut in einen drei- bis vierschichtigen übergeht, indem die basalen Zellen durch Teilung, wie man an den zahlreichen Mitosen erkennt, noch eine bis zwei Lagen kubischer Zellen ausbildet, die zwischen der basalen und der deckenden oberflächlichen Schicht eingelagert sind. An den unteren Flächen der Schuppenanlagen ist noch der zweischichtige Zustand der Oberhaut erhalten. Auf den Extremitäten ist die Epidermis am reichsten an Schichten. Hier zeigt sie schon das Verhalten wie es auf Taf. VII, Fig. 8, abgebildet ist. Die Epidermis ist vier- bis fünfschichtig; auf die basale Lage cylindrischer Zellen folgen 2—3 Lagen rundlicher Zellen mit kugeligen Kernen und die oberflächliche Schicht platter Deckzellen zeigt stark lichtbrechende Zellkörper und central gelegene kugelige Kerne, welche kleine Höckerchen auf der freien Oberfläche bilden. In dem letzteren Zustande bleibt die Oberhaut bei Eidechsen bis zum Ausschlüpfen, nur nehmen die mittleren Zellenschichten zwischen basaler und Deckschicht noch ein weniges zu. Es kommt aber noch nicht zu einem erkennbaren Verhornungsprozess. Von der Lederhaut ist noch anzuführen, dass man bereits zwei Schichten unterscheiden kann: eine tiefe, die Anlage der straffen Lederhaut, sehr zellenreich, ziemlich scharf abgrenzbar. Die Zellen besitzen lange, spindelförmige Kerne, die sehr dicht liegen. Die Grundsubstanz dazwischen ist sehr spärlich und zeigt noch nicht erkennbare Fasern. Unter dieser Schicht, welche unter den Schuppenanlagen glatt wegzieht, mithin nicht an den Koriumpapillen derselben beteiligt ist, liegt die subepitheliale Schicht, welche im allgemeinen zellenarm ist. Nur in den Koriumpapillen, die ausschliesslich von dieser Schicht gebildet werden, liegen kleine rundliche Zellen in grösserer Anzahl dicht zusammengedrängt und bilden als abgegrenzter kleiner Zellenkomplex die erste Andeutung der Bildung einer solchen Papille. Ausserdem ist wie gesagt, die subepitheliale Schicht sehr arm an Zellen. Diese sind meist verästelt, haben rundliche oder spindelförmige Kerne und ihre Fortsätze sind nicht die einzigen Fasern, welche die hier reichlichere homogene Grundsubstanz durchlaufen, sondern daneben sind auch Bindegewebsfibrillen, sich unregelmässig durchkreuzend, nachweisbar. In dieser Schicht treten ausserdem bereits die ersten Chromatophoren auf, als Anlage des Stratum pigmentosum. Dieselben liegen zerstreut in der subepithelialen Schicht der Basalfläche der Epidermis dicht an und erstrecken ihre feinen mit scharzbraunem Pigment nicht allzureichlich beladenen Fortsätze zwischen die Zellen der basalen Epidermislage hinein.

Mit dem Ausschlüpfen kommt die Oberhaut der Eidechsenembryonen in

ganz andere Verhältnisse, dadurch, dass sie nunmehr bei der jungen Eidechse mit der Luft in unmittelbare dauernde Berührung tritt. Die Luft wirkt zunächst eintrocknend auf die oberflächlichsten Zellenlagen, ferner aber anregend auf die tieferen Lagen. Die eingetrockneten Lagen bestehen naturgemäss aus abgestorbenen Zellen, die auch baldigst abgestossen werden. Die Anregung auf die Zellen der tieferen Lagen äussert sich in Vermehrung der Elemente und in dem Eintreten eines intensiven Verhornungsprozesses. Mit demselben tritt sofort eine bestimmte Schichtenbildung auf, welche von da an immer erhalten bleibt und zu dem so charakteristischen Verhalten der Reptilienepidermis führt. Auf Taf. VII, Fig. 5 ist der einfachste Zustand einer solchen Eidechsenepidermis abgebildet, der sich an den bei Hatteria mitgeteilten Befund unmittelbar anschliesst. Es besteht aber der Unterschied, dass wir auf Fig. 5 nicht die thatsächlich freie Oberfläche der Epidermis vor uns haben, sondern, dass auf dieser Epidermis bei einer eben ausgeschlüpften Eidechse noch einige Lagen eingetrockneter Zellen liegen. Dieselben bestehen aus einer oberflächlichsten Lage dicht zusammengeschlossener Elemente, den Deckzellen des Fötus und darunter liegen noch 1—3 Lagen lose gefügter Zellschüppchen, welche glänzend sind und den Eindruck verhornter Elemente machen. Wenn man genauer untersucht, so zeigt sich, dass im Inneren dieser Elemente ein geschrumpfter Kern und um denselben kleine Körnchen nachweisbar sind. Wenn somit hier wirklich ein Verhornungsprozess eingetreten ist, so hat er doch nicht die ganze Zelle ergriffen, er beschränkt sich vielmehr auf die oberflächliche Schicht jeder einzelnen Zelle und unter dem eintrocknenden Einfluss der Luft wird sein Fortschreiten abgebrochen, die Zellen werden abgestossen. Bei der alten Eidechse sitzt auf der Oberfläche der Fig. 5 noch eine dicke Schicht auf, welche aus drei Teilen besteht: einem Oberhäutchen, darunter dem eigentlichen dicken Stratum corneum und endlich einer einfachen Lage körnchenhaltiger platter Zellen.

Betrachten wir nun die Fig. 5 als einer eben ausgeschlüpften Eidechse entnommen, so zeigt sich, dass bereits zwei Epidermisgenerationen hier vorgebildet sind. Jede *Epidermisgeneration* besteht aus den drei erwähnten Teilen: Oberhäutchen, Strat. corneum, Körnerschicht. Jederzeit findet sich eine einfache *basale* Zellenlage in der Epidermis, welche aus cylindrischen oder kubischen Zellen besteht. Darauf folgt die jüngste Epidermisgeneration, an welcher die Körnerschicht und das Stratum corneum noch aus gleichartigen Elementen besteht. Dieselben besitzen noch einen weichen protoplasmatischen Zellkörper. Darauf folgt die Anlage des Oberhäutchens, welche aus sehr grossen hellen Zellen besteht. Diese Elemente durchlaufen einen ganz anderen Verhornungsprozess als die Zellen, welche das Strat. corneum bilden. Jedenfalls ist dies erste Sta-

dium, in welchem sie bereits deutlich different sind, vollkommen von den übrigen Epidermiszellen verschieden.

Wenn die Eidechsen das Ei verlassen, kommt es nun in den auf Fig. 5 als c_1 und o_1 bezeichneten Schichten zu vollkommener Verhornung. Dieser Prozess spielt sich bei Reptilien stets in gleicher Weise an den einzelnen Zellen ab. Bei den jungen Individuen tritt das aber nicht so prägnant zu Tage, wie später, weshalb ich auf diesen speziellen Vorgang lieber bei erwachsenen Tieren eingehen will. Die Zustände bei dem Eidechsenfötus lassen sich so kennzeichnen, dass ein embryonales Stratum corneum mit seinem Oberhäutchen von dem ausschlüpfenden Tiere mit zur Welt gebracht wird. Unter demselben hat sich von der basalen Zellenschicht aus durch Vermehrung der Elemente schon die Anlage von einem bleibenden Strat. corneum gebildet. Das letztere ist auch das erste wirkliche Strat. corneum, denn das embryonale wird gleichsam als Abortivschicht abgestossen. Die Deckzellen der letzteren stellen die Kerbertsche Epitrichialschicht dar. Diese Bezeichnung ist aber völlig unzweckmässig und entbehrt jeder Berechtigung. Man kann nicht Bezeichnungen von der Säugetierhaut einfach auf Reptilien übertragen. Welcker hat jene bei Edentaten so charakteristische oberflächlichste fötale Epidermislage, welche das darunter sich bildende Haarkleid völlig wie mit einem Mantel bedeckt, mit gutem Grunde als Epitrichium bezeichnet. Hier bei Reptilien wird kein Haarkleid entwickelt und damit kann auch von einem Epitrichium keine Rede sein. Hier besteht nur ein embryonales abortives Stratum corneum der Epidermis. Die Bezeichnung Epitrichialschicht bedingt aber einen sehr grossen Fehler in unserer Vorstellung und wirkt daher sehr verhängnisvoll. Es wird dadurch nämlich ohne weiteres ausgedrückt, dass die unter jener Schicht zur Ausbildung kommenden Epidermisschichten bei Säugetieren und Reptilien homolog seien und dies ist durchaus nicht der Fall. Ich halte darum die Bezeichnung Epitrichium bei Reptilien für gänzlich falsch und verwerflich und werde dafür nur die Bezeichnung: fötales Stratum corneum anwenden.

Unter dem letzteren sind häufig bereits die Anlagen von zwei sich später zeitlich folgenden Strata cornea vorhanden, wie dies auch auf Fig. 5 dargestellt ist und damit kommt schon jetzt die für Reptilien so charakteristische Schichtung zu stande, wie man sie nur bei dieser Tiergruppe findet.

Bei der erwachsenen Eidechse zeigt die Epidermis sehr verschiedene Zustände, erstens nach der Körperstelle, der man sie entnimmt und zweitens je nachdem das Tier eine Häutung gerade hinter sich, oder vor sich hat, oder zwischen zwei Häutungen in der Mitte steht. Erwachsener Zustand.

Die Haut der Eidechsen ist immer mit Schuppen besetzt, deren erste Bildung vom Korium ausgeht. Während sie am grössten Teil des Körpers und an den Extremitäten nach hinten umgelegte dachziegelförmig sich deckende Gebilde darstellen, sind sie auf der dorsalen Fläche des Kopfes zu grossen Platten ausgebildet, an der Bauchfläche finden wir grosse quer über die ganze ventrale Körperfläche verlaufende Schienen. Die letzteren stehen in charakteristischer Beziehung zu den Rippen, so dass diese stets an der Grenze zwischen zwei Bauchschienen liegen. Am Schwanz bilden die Schuppen eines Schwanzsegmentes je einen geschlossenen Schuppenring. Die schuppenartige Erhebung wird gebildet durch eine mächtige Lederhautpapille, deren Bestandteile man am besten an senkrechten Durchschnitten übersieht, welche einen medianen Längsschnitt der Schuppe geben: vergl. Fig. 13 u. 14 der Taf. VII. An Fig. 13 erkennt man, dass die straffe Lederhaut nur insofern an der Schuppenbildung teilnimmt, als sie in dem Bereich der Schuppe etwas an Dicke zunimmt und sich ein wenig in die Schuppe hinein erhebt. Den wesentlichen Teil der Schuppenpapille bildet aber der oberflächliche Teil des Korium, die subepidermoidale Schicht, welche sehr mannigfache Bestandteile unterscheiden lässt. Die Grundlage, welche die ganze Papille oberhalb der straffen Lederhaut durchsetzt, wird durch zellen- und faserarmes, lockeres Bindegewebe dargestellt, in welchem weite Saftlakunen bestehen. Die Zellen sind meist verästelt oder spindelförmig. Oft sind sie sehr gross rundlich, besonders in den oberflächlichsten Teilen, unmittelbar unter der Epidermis. Hier haben die Zellen auch grosse kugelige Kerne. In dieser subepidermoidalen Schicht findet sich stets ein mächtiges Stratum pigmentosum. Dasselbe besitzt eine sehr verschiedene Ausdehnung und ist der subepidermoidalen Schicht in verschiedener Höhe eingelagert. Vergl. Fig. 13 u. 14, Taf. VII. Es besteht immer aus sehr dicht zusammengelagerten verästelten Chromatophoren, welche verschiedene Pigmente stets in körniger Form enthalten.

Hier bei Lacerta zeigt das Stratum pigmentosum meist zwei Schichten: eine oberflächliche, welche aus verästelten grossen Elementen besteht, deren Zellkörper mit einem hellgelben körnigen die gelbe und grüne Färbung der Haut bedingenden Farbstoff erfüllt sind, und eine tiefe Schicht, welche aus grösseren sehr verschieden gestalteten Zellen besteht, die ein körniges schwarzes Pigment enthalten. Die Zellen des letzteren sind oft grosse kugelige Gebilde, oft auch verästeln sie sich sehr stark und senden besonders zwischen den Elementen des hellen darüber gelegenen Stratum pigmentosum ihre Fortsätze hindurch. Sie halten dabei fixierte Bahnen ein, welche sehr wohl durch die oberflächliche helle Schicht erfolgbar sind, auch zu Zeiten, wo die dunklen Chromatophoren unter letzterer bleiben. Wenn man zwei benachbarte Schuppen

betrachtet, bei welchen an der einen die schwarzen Chromatophoren zwischen die hellen hindurch ihre Fortsätze senden, bei der anderen dagegen nicht, so erkennt man an letzterer deutlich die helle Pigmentlage durchsetzende senkrechte Faserzüge, welche bis zur Epidermis hinaufreichen und an der anderen Schuppe nicht zu erkennen sind. Bei der letzteren erkennt man an ihrer Stelle die Fortsätze der tief gelegenen schwarzen Chromatophoren bis gegen die Epidermis emporragen. Die oberflächliche Schicht heller Chromatophoren findet sich meist etwas entfernt von der Epidermis in der subepidermoidalen Bindegewebsschicht eingelagert und besteht aus zwei bis drei Lagen verästelter Zellen. Die darunter gelegene Schicht schwarz pigmentierter Zellen, welche auf Fig. 13 und 14 allein abgebildet ist, besteht aus 3—5 Zellenlagen. Diese Schicht erstreckt sich meist, von der Basis am Vorderrande der Schuppe gerade über der straffen Lederhaut beginnend, bis zum hinteren freien Rande der Schuppe empor. Zuweilen hört sie hier auf, an manchen Stellen biegt sie aber hier um und erstreckt sich parallel mit der unteren oder hinteren Schuppenfläche herab bis zur Basis der Schuppe, an deren hinterem Rande. Sehr selten setzt sie sich kontinuierlich von einer auf die nächstfolgende Schuppe fort. An vielen Schuppen ist diese Schicht des Stratum pigmentosum ganz oberflächlich in der subepidermoidalen Schicht eingelagert, sodass sie die Basalfläche der Epidermis unmittelbar berührt. Dann tritt sie in sehr nahe Beziehung zur Oberhaut und erstreckt sich mit ihren Fortsätzen zwischen die Zellen der basalen Epidermislage in die Oberhaut hinein. Sie haben sehr grosse Bedeutung für die Pigmentierung der Oberhaut selbst, denn die Zellen der letzteren sind an solchen Stellen stets reichlich mit Pigmentkörnern beladen. An solchen Punkten ist häufig von dem hellen oberflächlichen Stratum pigmentosum nichts zu sehen, offenbar weil seine Zellen durch die schwarzen Elemente verdeckt werden. Zuweilen liegt aber dann das helle Stratum pigmentosum unter dem schwarzen. Wie diese Anlagerung des Stratum pigmentosum an die Oberhaut verschieden ausgedehnt und angeordnet ist, erkennt man an den beiden Schuppenlängsschnitten, welche die Fig. 14 auf Taf. VII darstellt. An anderen Punkten liegt diese Pigmentschicht tiefer in der subepidermoidalen Schicht der Lederhaut und es befindet sich dann zwischen dieser Lage und der Epidermis noch eine Schicht pigmentfreien lockeren Gewebes, welches die oben erwähnten grossen rundlichen Zellen enthält (vergl. Taf. VII, Fig. 6). Hier erkennt man auch, dass die Fasern der subepidermoidalen Schicht zum Teil in sehr regelmässigen Zügen senkrecht gegen die Epidermis aufsteigen. Diese Züge liegen in gleichmässigen Abständen von einander. Zwischen den so verlaufenden Faserzügen liegen die erwähnten grossen rundlichen ganz pigmentlosen Zellen oft in Säulen übereinander angeordnet. Ausserdem

findet man spärlich auch horizontal verlaufende Faserbündel, welche oft von einem senkrecht aufsteigenden zum nächsten nach der Tiefe konvex ausgebogen sind. Die aufsteigenden Fasern stehen vielfach in so unmittelbarer Beziehung zu den basalen Epidermiszellen, dass sie wie Fortsätze derselben erscheinen, welche sich in die Lederhaut hinein erstrecken.

Diese Faserzüge können die verschiedenste Bedeutung haben. Zunächst würden sie als basale Fortsätze der Epidermiszellen eine direkte Verbindung dieser Zellen mit den bindegewebigen subepidermoidalen Elementen darstellen. Ferner können es nervöse Fasern sein, wie ich solche thatsächlich von sich teilenden Nervenfasern aus zur Epidermis verlaufen sah. Weiterhin stehen viele solcher Fasern sicher mit den Elementen des tief gelegenen schwarzen Stratum pigmentosum in Beziehung, insofern sie die Bahnen bilden, auf welchen die Fortsätze dieser Pigmentzellen zur Oberhaut emporsteigen. Endlich ist noch zu beachten, dass diese Fasern in vielen Fällen nicht einfache Fibrillen darstellen, sondern Bündel langer spindelförmiger Zellen sind, welche ich mit den bei Rana geschilderten glatten Muskelzellenbündeln vergleiche und ebenfalls für solche kontraktile Elemente halte, die direkt von der Epidermis heraus in die Tiefe treten. Solche Gebilde fand ich an allen Schuppen von Lacerta. Wegen der Kleinheit der Elemente sind sie aber schwieriger zu beurteilen wie bei Rana. Es mag hier darauf hingewiesen sein, dass sie vielleicht Einfluss auf die Bewegungen der Chromatophoren besitzen und dadurch beim Farbenwechsel eine Rolle spielen.

Es liegt der Gedanke nahe, dass man bei Eidechsen in der Lederhautpapille der Schuppen noch die Andeutung einer Koriumschuppe erwarten muss, da bei Anguis solche Gebilde aus Knochengewebe wohl bekannt sind (Leydig). Es zeigt sich thatsächlich über der straffen Lederhaut in der Mitte, oder dem hinteren Rande der Schuppe genähert ein Gewebskomplex, welcher wohl keine andere Deutung zulässt. Hier finden sich in einem auf dem Schnitte kreisförmigen, körperlich kugeligen Bezirk, der auf Fig. 13 und 14 mit S bezeichnet ist, zusammengeballte Zellen, welche zum Teil Pigmentschollen enthalten. Zwischen diesen Zellen finden sich Fasern, die ebenfalls kreisförmige Züge darstellen. Der Bezirk ist gut abgrenzbar in der subepidermoidalen Schicht eingelagert. Sein Gewebe kennzeichnet ihn als ein rudimentäres Gebilde, dem ich nur die oben angeführte Deutung eines Hartschuppenrudimentes geben kann.

In der Koriumpapille findet man ferner Blutgefässe und Nerven. Die ersteren zeigen sich als grössere Äste in der Tiefe der Papille unter der straffen Lederhaut (Taf. VII, Fig. 14). Hier besteht eine ziemlich dicke lockere Bindegewebsschicht, welche eine ebene Basis hat und nach der Tiefe durch die Muskel-

fascie abgeschlossen wird. Gegen die Oberfläche zu wird sie von der unteren Fläche der in die Papille sich erhebenden straffen Lederhaut begrenzt. In dieser Gewebsschicht, die man als subkutanes Bindegewebe bezeichnen kann, findet man stärkere Blutgefässe, die sich mehrfach teilen, um dann die straffe Lederhaut senkrecht oder schräg durchbohrend, als kleine Ästchen in die subepidermoidale Schicht zu gelangen und sich hier in ein Kapillarnetz aufzulösen. — Die im subkutanen Bindegewebe nachweisbaren markhaltigen Nerven durchbohren meist als gemeinsames Stämmchen, senkrecht aufsteigend, die straffe Lederhaut, (vergl. Fig. 14) und treten durch die subepidermoidale Schicht, indem sie in divergente Fasern ausstrahlen, in innige Beziehung zur Epidermis.

Betrachten wir die Oberhaut selbst genauer, so kann man hier ebenso, wie ich es bei Teleostiern (z. B. der Barbe) that, drei Teile der Schuppenoberfläche unterscheiden, an welchen die überziehende Epidermis verschiedenes Verhalten zeigt: Die obere Fläche der Schuppe, welche 1. eine von der davorliegenden Schuppe bedeckten und 2. einen frei zu Tage tretenden Teil unterscheiden lässt und die untere Fläche der Schuppe. Bei Fischen unterscheiden sich diese Teile nicht nur durch grössere Schichtenzahl der Oberhautzellen, welche auf der freien Schuppen-Oberfläche reichlicher verhornen, sondern vor allem durch die charakteristische Anordnung von Schleimzellen verschiedener Art. Hier bei der Eidechse sind die Schleimzellen gänzlich verschwunden und der Hauptunterschied wird durch verschiedene Intensität des Verhornungsprozesses zu Stande gebracht. Der letztere lässt an dem frei zu Tage tretenden Teil der Oberfläche der Schuppe eine Hornschuppe zu Stande kommen.

Bei der Eidechse treten diese Unterschiede weniger hervor als z. B. bei Schlangen, sie sind aber auch hier deutlich (vergl. Fig. 13, Taf. VII). An der frei zu Tage tretenden oberen Fläche der Schuppe ist der Verhornungsprozess am reichlichsten und dies zeigt sich einerseits an der grösseren Dicke des Stratum corneum, durch grösseren Reichtum an Zellenlagen, andererseits aber auch an der rasch aufeinander folgenden Bildung neuer Epidermisgenerationen, welche oft zu dreien gleichzeitig übereinander vorgebildet sind. An dieser freien oberen Schuppenfläche ist die Oberhaut stets glatt gespannt und fest aufliegend, während sie an der unteren Schuppenfläche gefaltet erscheint. Dies zeigt sich auch in der Verschiedenheit des Zusammenschlusses der Zellen besonders des Stratum corneum ausgedrückt.

An der Unterfläche der Schuppe zeigt die Epidermis der Eidechse die einfachsten Verhältnisse: auf die basale, meist aus kubischen Elementen bestehende Zellenlage folgen zwei bis drei Lagen plasmatischer abgeplatteter Zellen. Ueber diesen liegt meist eine einfache Lage von körnchenhaltigen Zellen. Von

diesen haben viele eine kugelige Form, dazwischen sind andere, abgeplattete. Auf diese Lage folgt ein dünnes Stratum corneum aus 5 bis 8 Zellenlagen bestehend. Die Zellen dieser Lage sind ganz platte Schüppchen, welche im Verhornungsprozess so vollkommen untergegangen sind, dass auch vom Kern nichts mehr nachweisbar ist. Diese verhornten Zellenschüppchen bilden nun nicht eine geschlossene Lage, sondern sie sind auseinander gespalten, zerfasert und ihre Oberfläche erscheint wellig (vergl Fig. 15, Taf. VII), teils infolge der Faltungen der Haut, teils infolge der in kurzen Abständen von einander liegenden kugeligen körnchenhaltigen Zellen, welche kleine buckelartige Prominenzen bilden. Diese kugeligen körnchenhaltigen Zellen liegen zuweilen zu grösseren Komplexen gehäuft und bilden dann Zellenhaufen, welche besonders bei Schlangen eine beträchtlichere Ausbildung erfahren, und darum Beachtung verdienen. Die chemische Natur der in den Zellen enthaltenen Körner ist fettig. Sie stellen eine einfachste Art von Hauttalg dar. Später bleibt auf diese Gebilde zurückzukommen. Ein Oberhäutchen konnte ich infolge des zerfaserten Verhaltens des Stratum corneum an der unteren Fläche der Schuppe nicht nachweisen, doch ist kein Grund, sein Vorhandensein hier zu leugnen, es wird wohl ebenfalls zerfallen und mechanisch abgestossen sein.

Die obere Fläche der Schuppe zeigt in ihrem von der davorgelegenen Schuppe bedeckten Teil zuerst das gleiche Verhalten wie die Epidermis der unteren Schuppenfläche. Dann tritt aber sehr rasch, schon an noch bedeckten Bezirken eine reichlichere Schichtung auf und es stellt sich der Zustand her, wie er an der frei zu Tage tretenden oberen Schuppenfläche besteht. Man findet bei Eidechsen, welche etwa 8 Tage vor einer Häutung stehen, in der Regel drei Epidermisgenerationen gleichzeitig und dies giebt der Schichtung ein sehr charakteristisches Aussehen:

Die basale Zellenlage besteht hier aus Cylinderzellen und diese bilden mit einer meist einfachen Lage abgeplatteter plasmatischer Zellen das Stratum profundum der Epidermis. Auf diese folgt eine Lage grosser heller Zellen, welche in ihren der freien Oberfläche zugekehrten Teilen eine feine senkrechte Strichelung als Struktur ihres Plasmakörpers erkennen lassen. Die Kerne dieser Zellen sind kugelig und basal im hellen homogen aussehenden Teil ihres Zellkörpers angeordnet. Diese Zellenschicht besitzt häufig erkennbar über dem senkrecht gestrichelten Teil einen sehr feinen, stark lichtbrechenden Saum, der durchaus homogen erscheint. In dieser mächtigen Zellenlage, die so verschiedene Teile an ihren Zellen unterscheiden lässt, haben wir nichts anderes als die Anlage des Oberhäutchens einer späteren Epidermisgeneration vor uns. Die darunter liegenden zwei Lagen plasmatischer Zellen, welche über der basalen Zellschicht

angeordnet mit dieser das Stratum profundum bilden, stellen die Anlage des Stratum corneum dar, welches zu der gleichen Epidermisgeneration gehört, wie jenes Oberhäutchen. Über der Anlage dieses Oberhäutchens folgt die nächste Epidermisgeneration: zunächst eine Lage grosser heller Zellen, deren Plasmakörper mit hellen glänzenden Körnern erfüllt ist. Diese Lage ist als Stratum intermedium die Schicht, in welcher die Ablösung des darüber liegenden Stratum corneum erfolgt. Die Kerne der das Stratum intermedium zusammensetzenden Zellen sind kugelig oder leicht abgeplattet und blass gefärbt. Die erwähnten Körnchen erfüllen die Zellkörper ganz. Sie färben sich nicht wie die Keratohyalinkörner der Säugetierepidermis mit der angeführten Doppelfärbung dunkelviolett, sondern bleiben hell, wie etwa die Talgkörner in den Talgdrüsen der Säugetierhaarbälge, mit welchen ich sie auch für sehr nahe verwandt halte. Auf dies Stratum intermedium folgt die Anlage eines scharf abgrenzbaren Stratum corneum. Dasselbe besteht aus dicht zusammengeschlossenen in einander geschobenen platten Zellen, mit zugeschärften Rändern. Diese Zellen erscheinen auf dem Schnitt spindelförmig und lassen einen centralen und einen peripheren Teil unterscheiden. Der centrale Teil enthält den abgeplatteten blassgefärbten Kern, der ein grosses, deutlich hervortretendes Kernkörperchen erkennen lässt, und zeigt ein helles Aussehen, was wieder davon herrührt, dass er mit kleinen glashellen glänzenden Körnchen erfüllt ist. Der pheriphere Teil ist dunkler gefärbt, nimmt schon das mattglänzende Aussehen an, das die Hornsubstanz andeutet. Man erkennt hieraus, dass der Verhornungsprozess an der Peripherie der Zelle beginnt und einen festen Mantel um die Zelle bildet, gleichsam eine dicke hornige Zellmembran darstellend, zu deren Aufbau ein Teil des Plasmakörpers selbst verwandt wird. Der letztere erfährt dabei eine chemische Umwandlung. Auf dieses im Beginn eines Verhornungsprozesses stehende Stratum corneum folgt wieder dessen Oberhäutchen, welches nun eine andere Beschaffenheit zeigt, wie dasjenige der darunter liegenden jüngeren Epidermisgeneration. Die Zellen desselben sind erstens lange nicht mehr so gross wie dort und lassen ferner auch nicht mehr die Struktur, besonders nicht die senkrechte Strichelung erkennen. Sie sind klein geworden, sehen ganz homogen und dunkler gefärbt aus und sind schräg umgelegte, sich dachziegelartig deckende Schüppchen. Sie bilden aber noch eine ziemlich dicke Schicht, deren Zellen durch einen sehr feinen über ihre freie Oberfläche kontinuierlich wegziehenden homogenen Saum mit einander verbunden sind. Dieser letztere stellt eine feinste Kutikula dar und zwar ist diese homolog dem oberflächlichsten, feinsten homogenen Teil einer Epidermiskutikula bei Amphibien und Fischen. Das Homologon des dort geschilderten tieferen und dickeren Teiles der Kutikula, welcher eine feine

senkrechte Strichelung erkennen lässt, haben wir vorhin auch hier an der tieferen Oberhäutchenanlage in deren gestricheltem Teil kennen gelernt. Dieser ist aber hier in dem zuletzt besprochenen Oberhäutchen bei dem die ganzen Zellen ergreifenden Verhornungsprozess mit untergegangen und mit seiner Strichelung nicht mehr zu erkennen. Auf das Oberhäutchen dieser Epidermisgeneration folgt erst die jetzt an der freien Oberfläche liegende, zur Zeit der Tötung des Tieres in vollster Ausbildung stehende älteste Epidermisgeneration, welche ein wohl entwickeltes Stratum corneum besitzt. Dasselbe hängt an vielen Punkten fest zusammen mit dem genannten Oberhäutchen der bei der nächsten Häutung zu Tage tretenden tiefer gelegenen Epidermisgeneration, und zwar ist es damit verbunden durch eine Zellenlage, welche dem Stratum intermedium der tieferen Generation entspricht. Hier sind diese Zellen sehr abgeplattet und glashell, lassen noch feine Körnchen erkennen, ihre Kerne aber sind geschrumpft und ungefärbt. Die Elemente sind abgestorben, ohne eine stärkere Verhornung durchzumachen. Ihre Bedeutung erhellt, wenn man die Punkte aufsucht, an welchen das daraufliegende Stratum corneum sich schon von der Unterlage abgelöst hat in der Weise, wie es bei der nächsten Häutung in seiner ganzen Ausdehnung erfolgt. Da erkennt man, dass in dieser Zellenlage die Ablösung stattfindet. Die Zellen trocknen ein, werden zerstört und halten die aufliegende Hornschicht nicht mehr auf der Unterlage fest. So kommt es hier zur Lostrennung. Diese Schicht ist auch von grosser Bedeutung für die von Leydig geschilderte Pneumacität der Reptilienschuppen. Denn hier sammelt sich bei Schlangen Luft an, welche nach Eintrocknen und Zerstörung des Stratum intermedium unter dem oberflächlichsten Stratum corneum nachweisbar ist. Das auf diesem Stratum intermedium gelegene Stratum corneum ist sehr dick und lässt ohne Anwendung starker Alkalien seine Zusammensetzung aus Zellen nur durch feine horizontale Striche erkennen, welche eine Schichtung ausdrücken. Im übrigen ist die ganze Schicht stark glänzend, nach der Hämatoxylin-Säurefuchsinpikrinsäure-Färbung gelb gefärbt und enthält in verschiedenem Maasse feine, oft sehr reichliche braunschwarze Pigmentkörnchen. An der freien Oberfläche ist diesem Stratum corneum ein Oberhäutchen aufgelagert, welches aus sehr kleinen sich dachziegelartig nach hinten deckenden, ganz homogenen und dunkelglänzenden Schüppchen zusammengesetzt ist. Diese aus einer offenbar noch festeren Hornsubstanz als das darunter liegende Stratum corneum bestehend, sind enorm fest zusammengeschlossen, sodass sie bei oberflächlicher Betrachtung wie ein starkglänzender feiner, doppelkontourierter homogener Saum, wie eine Kutikula aussehen. Bei genauer Betrachtung erkennt man aber die schräg diesen Saum durchlaufenden Grenzen der einzelnen Schüppchen. Wendet man starke Alkalien

z. B. 20% Natronlauge an und erhitzt darin ein frisches Stratum corneum, so wird seine Zusammensetzung aus einzelnen ganz platten Zellen deutlich erkennbar und auch die Zellen des Oberhäutchens treten einzeln deutlich hervor, indem sie sich teilweise von einander lösen.

Diese Schichtung, welche drei Epidermisgenerationen übereinander erkennen lässt, findet sich an der oberen Schuppenfläche der Eidechse etwa 8 Tage vor der Häutung. Wenn letztere eintritt, löst sich, wie gesagt, das oberste Stratum corneum in der intermediären Zellenlage ab und das unterliegende Stratum mit seinem Oberhäutchen tritt frei zu Tage. Dann findet man in der ersten Zeit unter demselben nur eine einzige Epidermisgeneration noch vorgebildet. Sehr bald aber, im Verlauf von 2—3 Wochen kommt es in der Tiefe zur Bildung einer weiteren solchen und so versteht man leicht den durch die Häutung bedingten verschiedenen Befund, welchen die Schichtung der Oberhaut darbietet. Das Eigentümliche hier liegt in einer periodischen Heranbildung von Hornschichten, die sich von vornherein als etwas Abgeschlossenes anlegen und so gleichwertige Generationen einander fortwährend folgen lassen.

Zu Jahreszeiten, wo ein Stratum corneum lange Zeit erhalten bleibt, vollzieht sich auch die Nachbildung von tieferen Generationen langsamer und vor allem spielt sich der Verhornungsprozess langsamer ab.[1] Daraus erklärt es sich, dass man im Frühsommer viel reichlichere Schichtung findet, als im Herbst, wo für den Winter eine Ruhezeit auch in dem vegetativen Leben der Haut eintritt.

Nachdem wir so ein Bild von dem Bau der Haut von Lacerta erhalten haben, bleibt noch anzuführen, dass ich Lacerta agilis, viridis und muralis untersucht und überall gleiche Verhältnisse gefunden habe. Auch bei anderen Reptilien zeigt sich die Schichtung der Epidermis genau in der geschilderten Weise und ich werde bei Besprechung anderer Formen stets auf die hier vorstehende Schilderung verweisen.

Im Anschluss an die Betrachtung der Haut auf den Körperschuppen bleibt nun die Aufgabe nach anderen Kutis- oder epidermoidalen Organen zu suchen. Die bei Hatteria geschilderten und dort auf jeder Schuppe nachweisbaren Tastorgane fehlen bei Lacerta am Rumpfe vollkommen. Dagegen finden sich auf den Schuppen des Kopfes Grübchen, welche auf der Stirn, über dem Auge und an den Kieferrändern in Reihen angeordnet sind. Sie bilden Organe vom gleichen Bau wie die auf den Schuppen des Krokodils angeordneten Poren, die ich dort genau schildern werde. Bei Lacerta sind sie bei alten männlichen Tieren reichlicher vorhanden als bei Weibchen. Epidermoidalorgane.

Ausserdem bestehen hier die bekannten, von Leydig als Schenkelporen,

früher als Schenkeldrüsen bezeichneten Gebilde, welche sich bei Lacerta und Gecko in gleicher Weise entwickelt finden.

Die Schenkelorgane der Eidechsen.

Die von Leydig zuerst genauer beschriebenen Organe, welche an der medialen Kante der ventralen Fläche der Oberschenkel bei Lacertiliern sich finden, stellen keine Drüsen dar, da sie kein Lumen besitzen und kein Sekret liefern. Ebenso ungeeignet erscheint der Name Schenkelporen, denn sie sind keine Poren, stellen vielmehr cirkumskripte in die Tiefe gesenkte Epidermisbezirke dar, aus deren Innerem sich ein stumpf konischer Hornzapfen erhebt, welcher frei an der Oberfläche der Haut zu Tage tritt.

Die Organe liegen an jedem Oberschenkel an der bezeichneten Stelle in einer einfachen Längsreihe, die gerade vor der Kloakenöffnung beginnt und sich bis gegen das Knie hin erstreckt. Bei Eidechsen, welche eben das Ei verlassen haben, sind diese Gebilde bereits nachweisbar, sie finden sich bei beiden Geschlechtern zu allen Zeiten, aber nicht immer in gleich starker Ausbildung. Sie zeigen bei Männchen zur Brunstzeit im Frühjahr die mächtigste Entwickelung. Zu andern Zeiten sind sie beim Männchen, sowie bei Weibchen zu allen Zeiten, in geringerem Grade ausgebildet.

Unter allen Umständen sind diese Gebilde auf Schuppen angeordnet und zwar auf der Mitte der Schuppe. Wir finden, dass entsprechend der Reihe dieser Organe auch eine Reihe grosser Schuppen ausgebildet ist, die deutlich gegen die kleinen benachbarten Schuppen hervortreten.

Bau der Organe: Betrachten wir das einzelne Organ auf seinen Bau, Taf. VII, Fig. 10, so zeigt es sich, wenn man die Oberfläche einer Schuppe, welche ein solches Gebilde trägt, mit der Loupe betrachtet, als ein kleiner Konus mit leicht abgerundeter Spitze und einer entweder kreisrunden oder ovalen Basis. Derselbe kommt aus einer ebenso gestalteten Öffnung der Oberhaut hervor und der Rand dieser Öffnung ist ein scharfer Epidermisrand. Zwischen diesem und dem Konus ist eine in die Tiefe gehende Furche, deren Boden man nicht erkennt. Streicht man leicht mit dem Finger über die Zapfen, so fühlt man, dass er eine hornartige Beschaffenheit hat. Zur Feststellung des feineren Baues fertigte ich senkrecht gegen die Haut gerichtete, sowie Flächenschnitte an. Erstere zeigen die fraglichen Gebilde im Längsschnitt, letztere liefern Querschnittbilder von denselben.

Ich nahm die Objekte zur Abbildung von männlichen Tieren aus der Brunstzeit. Da zeigen Längsschnitte durch das Organ, dass die besagten Zapfen tief in der Haut stecken. Die Epidermis ist eine Strecke weit röhrenförmig in die Tiefe gesenkt und in der Tiefe teilt sich die Röhre in eine grössere Zahl

von kugeligen oder eiförmigen soliden Sprossen. Während die Wand der Röhre aus unveränderter Epidermis besteht, in welche sie an der Oberfläche in dem obengenannten scharfen Epidermisrande kontinuierlich übergeht, sehen wir, dass in der Tiefe die Epidermiszellen sich derart verändern, dass die Elemente, welche die terminalen Sprossen dicht erfüllen, grosse Zellen darstellen, welche in ihrem Plasmakörper eine grosse Anzahl dicht angeordneter stark lichtbrechender Körner enthalten. Die kugeligen Kerne dieser Zellen sind stets central angeordnet. Diese Zellen hängen kontinuierlich mit den die Wandung der Epidermisröhre bildenden Zellen zusammen, sie gehen unter allmählicher Veränderung ihrer Form und ihres Baues in dieselben über. Andererseits erkennt man, wie aus der Masse der die terminalen Sprossen der besagten Röhre erfüllenden Zellen jener konische Zapfen sich entwickelt und sich aus jener aufbaut. Derselbe erfüllt das Lumen der Röhre und tritt über die letztere an der freien Hautoberfläche hervor, die er beträchtlich überragt. Zwischen der Oberfläche des Zapfens und der epidermoidalen Wandung der Röhre besteht ein feiner Spaltraum, der in der Tiefe derart endigt, dass die den Konus zusammensetzenden Zellen, nach aussen umbiegend, in die epidermoidale Auskleidung der Röhre kontinuierlich übergehen. Betrachten wir das speziellere Verhalten der Röhrenwandung, sowie der Zellen, welche deren Endsprossen ausfüllen nun zunächst genauer, um daran dann die Besprechung des Baues des aus letzteren hervorgehenden Zapfens anzuschliessen:

Die tiefsten epithelialen Teile des Follikels bilden eine grosse Anzahl kugeliger Körper, die wie alveoläre Drüsen sich darstellen, aber kein Lumen besitzen (Taf. VII, Fig. 10a). Diese Gebilde treffen alle in einem dicken centralen Cylinder zusammen. Die Alveolen sind nicht mit gleichartigen Zellen erfüllt, sondern überall zeigt sich zu äusserst eine basale Zellenlage, welche aus kleinen kubischen oder zuweilen durch Druck abgeplatteten Elementen besteht. Diese Schicht geht an der freien Oberfläche überall in die basale Zellenlage der Epidermis über. Auf die basalen Zellen, die noch ein ganz indifferentes Verhalten zeigen, folgen Zellen, welche die Alveolen ausfüllen und dieselben sind nicht gleichartig, sondern stellen zum Teil grosse eiförmige helle Elemente dar, deren ganzer Plasmakörper mit kleinen glänzenden Körnern erfüllt ist, zum Teil sind es mehr abgeplattete kleine Zellen mit feinkörnigem Plasmakörper. Während in dem alveolären Teil des Follikels die Zellen unregelmässig untereinander angeordnet sind, bildet sich in dem Cylinder, in welchem sie alle zusammentreffen, allmählich eine mehr oder weniger regelmässige Schichtung heraus, derart, dass einzelne Lagen abgeplatteter und grosser körnchenhaltiger Zellen regelmässig mit einander abwechseln. Mit alveolären Ausbuchtungen ist nur der tiefste Teil des Follikels besetzt. An diesen schliesst sich gegen die Oberfläche der glattwandige

Follikel an. Derselbe ist zunächst ganz kompakt (Taf. VII, Fig. 10b), zeigt an der Oberfläche basale kubische Zellen mit kugeligen Kernen und an dieselben schliessen sich unmittelbar zuerst abgeplattete Zellen an, dann folgen im Centrum in grosser Menge die Körnchen- und abgeplatteten Zellen, welche horizontale Lagen bilden. In den tieferen Teilen liegen alle diese Zellen zwar dicht zusammengeschlossen, aber nicht gedrängt. Gegen die Oberfläche zu aber folgt nun eine Zone (Taf. VII, Fig. 10c), in welcher die abwechselnden Lagen von Körnchen und platten Zellen sehr dicht zusammengepresst sind. Jede Lage ist gegen die Tiefe leicht konvex. Die Körnerzellen zeigen sich insofern verändert, als ihr Körper ein wenig abgeplattet ist und die Körnchen, die ihren Plasmakörper erfüllen, zu einer einheitlichen Masse sich vereinigt haben. Die letztere färbt sich rot, während die Körnchen in den tieferen Zellenlagen ganz weiss geblieben sind. In diesem Verhalten ist der Zustand vorbereitet, welcher an dem darauffolgenden freien Zellencylinder besteht, der in dem über die freie Oberfläche hervorragenden konischen Zapfen endigt. Auch an den abgeplatteten Zellen, welche in der Tiefe zwischen den Körnerzellen liegen, sind Veränderungen vor sich gegangen, insofern sie zu dünnen Schüppchen geworden sind, welche sich sehr dunkel färben und den stark abgeplatteten Kern noch erkennen lassen. Der darauffolgende frei in der Epidermisröhre liegende Cylinder besteht nun aus Massen von grossen eiförmigen Zellen, zwischen welchen ganz platte Schüppchen nachweisbar sind. Keine der beiden Zellformen färbt sich noch rot, vielmehr zeigen sie nach der bekannten Doppelfärbung mit Hämatoxylin und Säurefuchsin-Pikrinsäure eine intensiv gelbe Färbung, wie das Stratum corneum der Epidermis. Die Zellen sind sehr stark lichtbrechend und besitzen keinen Kern mehr. Aus solchen Zellen baut sich der ganze starke Cylinder und der frei zu Tage tretende Zellenzapfen auf: Die Hauptmasse bilden die grossen eiförmigen Zellen, zwischen denselben finden sich überall die feinen platten Schüppchen. Die eiförmigen Zellen sind mit ihrer Längsachse senkrecht zur Längsachse des Cylinders angeordnet. Sie sowohl wie die platten Schüppchen sind völlig verhornte Gebilde, in welchen die Kerne ganz im Verhornungsprozess untergegangen sind. Im allgemeinen wechseln im ganzen Hornzapfen die eiförmigen Hornzellen mit den Schüppchen schichtenweise ab, doch sind diese Gebilde oft gegen einander verschoben, so dass keine streng durchgreifende horizontale Lagen mehr bestehen. An der Oberfläche des so gebauten Horngebildes treten die feineren Schüppchen frei hervor, ohne indessen eine regelmässige Lage zu bilden.

Dieser freie Cylinder besitzt in seinem im Follikel eingelagerten Teil eine

einfache epitheliale Scheide, welche ein mehrschichtiges Epithel darstellt, und letzteres geht an der Oberfläche kontinuierlich in die Epidermis über.

Wie ist ein solches Gebilde aufzufassen? Es stellt seinem Bau nach einen Hornzapfen dar, welcher ein in die Tiefe gesenktes epidermoidales Keimlager besitzt. Das letztere zeigt in seinen terminalen Teilen einen lappigen Bau, der an eine alveoläre Drüse erinnert, deren Lumen dicht mit Körnchenzellen erfüllt ist. Diese Körnchenzellen gehen aber nicht in ein flüssiges oder breiiges Sekret über, sondern ihr körniger Zustand ist die Vorstufe einer Zellenumbildung, welche sich als ein Verhornungsprozess darstellt. Die Zellen gehen in Hornkugeln über und in diesen ist auch der Kern völlig untergegangen. Nun fanden wir aber, dass diese Hornkugeln, die sich aus den Körnchenzellen bilden, nicht die einzigen Konstituentien des Hornzapfens darstellen, sondern zwischen diesen Gebilden, mit ihnen in mehr oder weniger regelmässig abwechselnden Schichten angeordnet, fanden sich schon in den tiefsten Lagen des Keimlagers platte Zellen, welche niemals Körnchenzellen sind, sondern von vorn herein platte Elemente mit scheibenförmigem Kern und feinstkörnigem Plasmakörper darstellen. In den oberflächlichen Lagen gehen allmählich auch diese Zellen in platte Hornschüppchen über, welche keinen Kern mehr besitzen. Diesen abwechselnden Schichten der Zellen schreibe ich eine grosse Bedeutung zu, denn sie lassen sich auf die Zustände der freien Epidermis in folgender Weise beziehen: Die Oberhaut von Lacerta besteht zuerst aus vier Lagen: aus einer basalen Cylinderzellenschicht, mit darauffolgender Lage rundlicher Zellen. An diese schliesst sich eine Schicht grosser Körnchenzellen an und der oberflächliche Abschluss wird durch eine Lage verhornter Schüppchen dargestellt. Solch einfaches Verhalten zeigt die Epidermis aber nur kurze Zeit. Dann findet man, dass die direkt über der basalen Cylinderzellenschicht gelegene Lage rundlicher Zellen sich differenziert und gegen die Körnerzellenschicht eine neue Hornschüppchenlage und darüber eine neue Körnerzellenlage bildet. Das geht einer Häutung voraus. In letzterer wird die oberflächliche Hornlage mit der dann gleichfalls verhornten obersten Körnerzellenlage abgeworfen und die zuerst in der Tiefe gebildete Hornschicht liegt dann an der freien Oberfläche. Dieser Prozess wiederholt sich periodisch und es wird immer eine Horn- und eine Körnerzellenschicht abgeworfen, nachdem sich darunter gleiche Ersatzschichten vorgebildet haben.

Denken wir uns diesen Prozess lokalisiert in grosser Intensität auftreten, so wird uns das histologische Bild der Schenkelorgane verständlich. Es bilden sich in rascher Folge Horn- und Körnerschicht und da die einzelnen Schichten nicht sofort abgeworfen werden, so bleiben die völlig verhornten Körnerzellen

mit den dazwischen nachweisbaren platten Hornschüppchen lange Zeit massenhaft zusammengeschlossen und bilden jenen kompakten Hornzapfen. Ich sehe demnach in den Gebilden keine Drüsen, sondern betrachte sie als Punkte der Oberhaut, an welchen eine sehr intensive Zellenwucherung mit ebensolchem Verhornungsprozess sich abspielt. Dieser Vorgang vollzieht sich ebenso wie an der glatten Oberhaut, was durch die eigentümlichen Schichtungen des Hornzapfens zum Ausdruck kommt. Nun bin ich aber nicht der Ansicht, dass diese Organe, so wie wir sie vor uns sehen, bei Lacertiliern von vornherein entstanden sind. Es wäre nicht verständlich, dass ohne andere morphologische Grundlage ein so eigentümliches Organ in dieser Anordnung sich primär bildete. Vielmehr ging ich von der Vorstellung aus, dass diese Organe eine lange Geschichte hinter sich haben und dass der uns heute vorliegende Zustand nicht ihrem primären Verhalten entspricht.

Um über die phylogenetische Bedeutung dieser Gebilde ein Urteil zu erhalten, hat man Untersuchungen nach zwei Richtungen anzustellen: erstens ist die ontogenetische Entwickelung derselben genau festzustellen und zweitens hat man die bei anderen Tierformen auf den Schuppen angeordneten Organe zur Vergleichung heranzuziehen. Es ist also die Entwickelungsgeschichte und die vergleichende Anatomie, welche hier Aufschluss bieten können. Die ontogenetische Entwickelung konnte ich an einigen Embryonen von Lacerta und frisch ausgeschlüpften Tieren verfolgen und ich bitte zur folgenden Schilderung derselben die Fig. 7, 8 und 9 auf Taf. VII zu vergleichen.

Entwickelung der Schenkelorgane.

Die erste Anlage der Schenkelorgane tritt bei Embryonen von 3 cm Länge auf, welche etwa 8 Tage vor dem Ausschlüpfen stehen. Um diese Zeit sind Schuppenanlagen schon auf dem Körper und ebenso auf den bereits wohl entwickelten Extremitäten allenthalben vorhanden als hohe Lederhautpapillen, deren epidermoidaler Überzug aus mehreren Zellenlagen besteht, wie ich dies oben schilderte. Taf. VII, Fig. 7, zeigt einen senkrechten Durchschnitt durch eine Schuppenanlage der ventralen Fläche des Oberschenkels, an welcher es zur Ausbildung eines Schenkelorganes in der Folge kommt. An dem frisch konservierten Embryo tritt an der ventralen Fläche des Oberschenkels eine Reihe von grösseren Schuppenanlagen hervor, welche ein undurchsichtiges trübes Aussehen haben und wenn man den Embryo in toto färbt, so erscheint diese Reihe von Schuppenanlagen dunkler d. h. intensiver gefärbt als die angrenzenden Schuppenanlagen. Der Grund hierfür ergiebt sich auf senkrechten Durchschnitten, wie ihn Fig. 7 darstellt. Man erkennt hier, dass auf der Mitte der Lederhautpapille der Epidermisüberzug an einem kleinen Bezirk um ein weniges verdickt ist, dadurch dass die Zellen hier etwas dichter liegen. Dies deutet auf eine lokale, reichlichere Vermehrung

der Oberhautzellen hin, doch nehmen dieselben dabei eine besondere Form oder Anordnung an. Auch sind nicht etwa die basalen Epidermiszellen hervortretend beteiligt, sie sind vielmehr ebenso cylindrisch oder kubisch, wie die gleichen Zellen der angrenzenden Oberhautbezirke. Die Vermehrung der Zellen betrifft besonders die Elemente der mittleren Lagen. An der geringen und lokalen Vermehrung der Epidermiszellen erkennt man, dass dieser Prozess es nicht sein kann, welcher diese Schuppen gegenüber den Anlagen benachbarter Schuppen undurchsichtiger oder intensiver gefärbt erscheinen lässt. Vielmehr ist dies die Folge einer anderen Erscheinung, welche das subepidermoidale Gewebe betrifft. Hier findet man nämlich eine dichte Masse kleiner Rundzellen, die sich wie lymphatische Elemente darstellen. Sie erfüllen die ganze Koriumpapille dieser Schuppe. Durch diese reichliche Bindegewebszellenwucherung zeichnet sich eine solche Schuppenanlage von den benachbarten aus und die Zellenmassen machen sie undurchsichtig und veranlassen ihre dunklere Färbung. In der Tiefe der Koriumpapille findet man weite mit plattem Epithel ausgekleidete Lumina, die man auf den ersten Blick für Blutgefässe betrachtet. Wir werden aber sehen, dass hier bald grosse Lymphräume nachweisbar sind. Unter der Schuppenanlage zieht die Anlage der straffen Lederhaut ganz plan weg. Sie besteht noch aus sehr dicht gelagerten spindelförmigen Elementen, welche eine nicht sehr dicke Schicht bilden.

Wir finden also als erste Anlage eines Schenkelorgans neben einer kaum merklichen Epidermiswucherung auf der Kuppe einer mächtigeren Schuppenanlage, eine Infiltration des subepidermoidalen Bindegewebes mit kleinen Rundzellen. Nehme ich einen gleichen Schnitt durch die entsprechende Oberschenkelschuppe von einem 6 Tage älteren Eidechsenfötus vor, der also unmittelbar vor dem Ausschlüpfen steht, so erhalte ich das Bild wie es auf Taf. VII, Fig. 8 dargestellt ist. Die epidermoidale Wucherung auf der Mitte der Schuppenhöhe hat zugenommen und beginnt in die Tiefe zu rücken (s), dabei bildet sich aber nicht die Knospenform in der Anordnung der basalen Zellen aus, wie wir dies bei den Anlagen der Hautsinnesorgane bei Fischen und Amphibien nachweisen konnten. Die reichliche Zelleninfiltration der subepidermoidalen Schicht beginnt etwas sich zu lichten. Ihre Elemente werden wohl fixe Bindegewebszellen. Man sieht dazwischen noch viele indifferente Zellen zerstreut. Diese Zellen, die im ersten Stadium so reichlich sich fanden, bereiten den Boden für das sich entwickelnde Epidermisorgan vor, ohne jedoch am Aufbau desselben selbst teilzunehmen.

Wir sehen das auch am folgenden Stadium, welches allerdings das Organ schon sehr viel weiter gebildet zeigt. Man sieht aber an Taf. VII Fig. 9, dass

das Schenkelorgan ein durchaus epidermoidales Gebilde darstellt. Diese Abbildung ist einer jungen Eidechse, die vor acht Tagen ausschlüpfte, entnommen. Auf der Mitte der Schuppe liegt die Anlage des Organs. Rechts ist die angrenzende Schuppe noch dargestellt. Die Anlage des Schenkelorgans stellt einen in die Tiefe gerückten Zapfen dar, der ausschliesslich von der Epidermis gebildet wird. Er erscheint drehrund und zeigt in der Tiefe ein leicht abgerundetes Ende. Die Epidermis, welche die Schuppe überzieht, besteht schon aus einem Stratum profundum, auf welchem eine Epidermisgeneration aufgelagert ist, bestehend aus Stratum intermedium, corneum und Oberhäutchen. Das Strat. corneum mit dem Oberhäutchen zieht ununterbrochen über die Anlage des Schenkelorgans fort (t). Das Strat. profundum, bestehend aus der basalen Zellenlage und mehreren Lagen platter und rundlicher protoplasmatischer Zellen setzt sich in die Tiefe direkt in die Schenkelorgan-Anlage fort. Hier werden seine Zellen aber verändert. Der untere stärkste cylindrische Teil dieser Anlage ist ganz kompakt und aus Epidermiszellen zusammengesetzt, welche bereits verschieden differenziert sind. Man findet an der ganzen Peripherie des Zapfens, also auch ganz in der Tiefe eine Lage kugeliger Zellen. An diese schliessen sich die das Innere des Zapfens erfüllenden Zellen an, welche zum Teil grosse kugelige Gebilde darstellen, deren Plasmakörper sehr vergrössert sind. Bei manchen dieser Zellen zeigt der letztere eine feinkörnige Struktur und ist blassrötlich gefärbt, bei anderen aber ist er sehr hell und farblos und mit hellen grösseren Körnchen erfüllt. Durch diese Zellen werden benachbarte Elemente zusammengepresst und erscheinen als abgeplattete Zellen. Da nun jene grossen Zellen übereinander liegen und durch abgeplattete Elemente von einander getrennt sind, so erhält man den Eindruck einer reichlichen Schichtung von abwechselnd grossen körnchenhaltigen und kleinen platten Zellen. Die ersteren kann man homolog den Elementen des Strat. intermedium, die kleinen platten Zellen dem Strat. corneum homolog halten. So erhält man bei dieser wichtigen Epidermis-Wucherung den Eindruck, dass hier Massen von einfachen Epidermisgenerationen in rascher Folge übereinander gebildet werden. Nach der Oberfläche zu erkennt man, dass die in der Achse des Gebildes gelegenen Zellen in einen selbständigen konischen Zapfen übergehen, der frei in einem intraepidermoidalen Spaltraum liegt. Er besitzt eine abgerundete Spitze, über welche das Strat. corneum der Epidermis wie gesagt glatt wegzieht. Dieser noch nicht zur freien Oberfläche durchgebrochene Zellenkonus besteht aus verhornten Zellen. Sowohl die kleinen platten Zellen, als auch die grossen körnchenhaltigen Elemente sind vollkommen verhornt. Die letzteren lassen dabei keine Körnchen mehr erkennen, sondern sind ganz homogen und stark glänzende Gebilde

geworden. Nur selten gelingt es, in ihnen noch einen geschrumpften Kernrest nachzuweisen. Aus diesem Bau des Epidermiszapfens ergiebt sich, dass er nicht mit einem Hautsinnesorgan niederer Wirbeltiere vergleichbar ist. Aber auch mit Haaranlagen von Säugetieren hat er nichts gemein, denn es fehlen alle Andeutungen eines Baues, welche irgendwelche Vergleichungen mit dem komplizierten Bau eines epithelialen Haarfollikels zuliessen.

Betrachten wir das unter dem Epidermiszapfen liegende Bindegewebe, so ist dies lockeres faseriges Gewebe, nicht reich an Zellen und Fasern. Dagegen zeigt sich jetzt ein sehr weiter Lymphraum (ly) entwickelt, welcher im Schnitt ein halbmondförmiges Lumen erkennen lässt, dessen Konvexität gegen die Oberfläche zu gerichtet ist. In diese Konvexität hinein ragt das untere Ende des Porenfollikels und buchtet sie ein. So finden wir also hier schon die Andeutung eines Verhaltens, welches bei dem ausgebildeten Schenkelorgane sehr in die Augen fällt, das ist die Beziehung des unteren zellenproliferierenden Endes des Follikels zu einem Lymphraum. In diesen hinein treibt nun das untere Ende dieses Organs Sprossen. Hierdurch wird eine beträchtliche Oberflächenvergrösserung, also abgesehen von der Vermehrung der für die Ausbildung der im Hornzapfen enthaltenen Zellen notwendigen Elemente, auch eine beträchtliche Vergrösserung der Kontaktfläche des Follikes mit dem umgebenden Lymphraum zu stande gebracht.

Nerven.

Die Schuppe, welche den Follikel birgt, ist nicht reichlicher mit Nerven versorgt, als alle andere Schuppen. Insbesondere treten nicht spezielle Nerven zu der Follikelanlage. Dies findet sich schon in den jugendlichen Stadien, wie sie auf Fig. 7 und 8 dargestellt sind. Durch das Fehlen von Nerven bei der ersten epidermoidalen Anlage unterscheidet sich dies Gebilde von den Hautsinnesorganen der Fische und Amphibien.

Bedeutung der Schenkelorgane.

Über die Bedeutung dieser eigentümlichen Organe lassen sich nach der Kenntnis ihrer Entwickelung, ihres Baues und ihrer Anordnung nur Vermutungen aufstellen. In ihrer ersten Anlage stimmen sie mit den Anlagen der Hautdrüsen bei Amphibien überein, in ihrer weiteren Ausbildung fehlt aber die Bildung von glatten Muskelzellen aus den basalen Elementen der epidermoidalen Anlage und diese stellt einen integrierenden Bestandteil jener Drüsen dar. Mit den Hautsinnesorganen niederer Wirbeltiere stimmen sie ebensowenig in ihrer ersten Anlage und ihrem späteren Bau überein. Ihre erste Anlage in der Epidermis besitzt nicht Knospen- oder Meilerform und die Zellen der basalen Zellenlage nehmen nicht eine hohe Cylinderform an. Ebenso fehlt der zutretende Nerv, wie oben schon erwähnt.

Bedeutungsvoll für ihre Beurteilung ist erstens ihre Reihenanordnung am Oberschenkel, d. h. in der Umgebung der Kloakenöffnung. Diese zusammengenommen mit der Thatsache, dass die Gebilde bei männlichen Tieren stärker als bei weiblichen entwickelt sind und um die Brunstzeit bei jenen eine periodische Steigerung in ihrer Ausbildung erfahren, weisen darauf hin, dass sie bei dem Geschlechtsleben eine Rolle spielen (Leydig u. A). Die Ausbildung der vielen grossen körnchenhaltigen Zellen, deren Inhalt einen fettigen Charakter hat, zeigt im Zusammenhang mit dem Hineinragen des unteren alveolären Teils des Follikels in einem Lymphraum, dass hier Stoffe in reichlichem Masse von den tiefen Zellen des Follikels aufgenommen und verarbeitet werden. Ich kann mich der Vorstellung nicht entschlagen, dass wir vielleicht Duftorgane vor uns haben. Damit kommen wir aber der phylogenetischen Abteilung dieser Organe nicht näher. Wenn ich aber auch hierüber nach dem Mitgeteilten keine Angaben machen kann, so ist es doch sicher, dass diese Gebilde hier für einen ganz bestimmten Dienst in spezieller Weise ausgebildet sind und nur für die Reptilienformen, denen sie zukommen, Bedeutung haben. Wir sind ihrer Entwickelung, ihrem Bau und ihrer Anordnung gemäss nicht berechtigt, sie etwa für die Grundlage von so wichtigen und allgemein verbreiteten Epidermisorganen zu halten, wie sie die Säugetierhaare darstellen. Ich betrachte in diesen Gebilden im Gegensatz zu dieser von Leydig aufgestellten Hypothese vielmehr das Endglied einer Organreihe, welche eine ganz einseitige Entwickelung im Dienste spezieller Verhältnisse angenommen haben. Die nächstliegenden Organe, mit welchen sie vergleichbar sind, wären die auf den Körperschuppen anderer Reptilien nachweisbaren Epidermisgebilde. Vielleicht haben sie sich aus solchen gebildet. Um dies zu entscheiden, müssen wir erst solche Organe bei verschiedenen Reptilien untersuchen, die mit den bei Hatteria beschriebenen Gebilden homolog sind. Darüber also später.

Anguis fragilis. Die Blindschleiche zeigt trotz ihrer nahen Verwandtschaft mit Lacerta doch eine wesentlich andere Ausbildung des Integuments. Sie ist am ganzen Körper mit einem Schuppenkleid versehen, an der ventralen Körperfläche besitzt sie querverlaufende Schienen. Die Schuppen decken sich nach hinten dachziegelförmig. Die zwei hauptsächlichen Unterschiede gegenüber der Eidechse bestehen in der Ausbildung rundlicher knöcherner Schuppen, welche in der subepidermoidalen Koriumschicht, also oberhalb der straffen Lederhaut angeordnet sind. Ein zweiter Unterschied ist gegeben durch die Ausbildung eigentümlicher von Leydig und Merkel beschriebenen Epidermoidalorganen, von welchen je eines auf der Mitte der freien oberen Fläche einer jeden Schuppe nachweisbar ist und bei Loupenbetrachtung als heller Punkt erscheint.

Die Lederhaut zeigt gleiche Verhältnisse wie bei Lacerta, abgesehen von der erwähnten Knochenschuppe. Dadurch wird sie komplizierter. Lederhaut.

Die tiefste Schicht bildet das straffe Korium, das sich ebenso wie bei der Eidechse verhält. Unmittelbar darauf liegt die Knochenschuppe, welche somit die tiefste Lage in der subepidermoidalen Bindegewebsschicht einnimmt. Darüber liegt das Stratum pigmentosum und dann folgt eine lockere Bindegewebsschicht, in welcher spärliche spindelförmige und rundliche Zellen liegen. In dieser Schicht findet man wieder wie bei Lacerta zahlreiche in bestimmten Abständen von einander senkrecht zur Epidermis aufsteigende Fasern.

Die Epidermis, welche die Schuppen überzieht, zeigt auch hier ein ungleiches Verhalten an den verschiedenen Teilen der Schuppenoberfläche. An der Unterfläche der Schuppe sowie an dem von der davorgelegenen Schuppe bedeckten Teil der oberen Fläche zeigt sie geringere Schichtung und besonders an dem tieferen Teil der Unterfläche bestehen sehr reichlich jene grossen Zellen in der intermediären Epidermisschicht, welche kugelig und dicht mit hellen starklichtbrechenden Körnchen erfüllt sind. An der unbedeckten oberen Fläche einer jeden Schuppe ist eine kräftige Hornschuppe ausgebildet, an welcher wieder mehrere Epidermisgenerationen gleichzeitig übereinander geschichtet nachweisbar sind. Eine solche Stelle ist auf Taf. VII, Fig. 3 abgebildet. Hier bestehen drei Generationen. Gegen das Korium, von welchem nur die subepidermoidale Schicht mit Knochenschuppe (s), Stratum pigmentum (pi) und oberflächlichstem lockeren Bindegewebe (l) dargestellt ist, grenzt sich die Oberhaut scharf ab. Ihre basale Zellenlage besteht aus kugeligen Zellen, auf welche sofort körnchenhaltige Zellen folgen, welche die Grenzschicht der jüngsten Epidermisgeneration darstellen. In dieser Schicht findet nach Abstossung der zwei darübergelegenen Schichten, also bei der nächst folgenden Häutung, die Ablösung des darüber liegenden Strat. corneum statt. Jetzt stellt dieses noch die jüngste Epidermisgeneration dar und ist die dickste Schicht der ganzen Oberhaut. Das Strat. intermedium (i) besteht aus nur einer Lage flacher heller körnchenhaltiger Zellen. Epidermis.

Das darauf liegende Strat. corneum besteht aus etwa zehn Zellenlagen, welche alle in dem gleichen Verhornungsprozess sich befinden, wie ich ihn bei Lacerta geschildert habe. Ein jede Zelle besitzt einen Mantel von noch weicher Hornsubstanz, der gelbrötlich gefärbt ist (bei Hämatoxylin-Säurefuchsinpikrinsäure-Färbung) und ein helles mit glashellen Tröpfchen erfülltes Centrum, welches auch den flach ovalen Kern mit grossem Kernkörperchen enthält. Die Zellen sind flache Scheiben mit zugeschärften Rändern. Sie erscheinen auf dem Schnitt

spindelförmig. Auf diese in Verhornung begriffene Schicht folgt das Oberhäutchen dieser Epidermisgeneration. Es besteht aus Zellen, welche durch ihre Form und ihre gegenseitige Beziehung bereits den Zustand, wie er beim fertigen Oberhäutchen besteht, vorgebildet zeigen. Auf dem senkrechten Schnitt erkennt man, dass diese Zellen ebenso dick wie breit sind und dass die Grenzen zwischen den einzelnen Elementen schräg verlaufen, sodass man schon versteht, wie sie später sich dachziegelartig deckende Schuppen darstellen werden. Die Kerne dieser Zellen erscheinen auf dem Schnitt klein und kreisrund. Bei isolierten Elementen erkennt man ihre Form als lang gestreckt ebenso wie die Zellkörper länglich erscheinen. Der Zellkörper ist ganz fein granuliert und färbt sich etwas dunkler, aber in der gleichen Farbennuance wie die Mantelschicht der Zellen des darunter gelegenen Strat. corneum. Daraus ergiebt sich, dass diese Oberhäutchenzellen gänzlich verhornen, der Prozess ist aber hier noch nicht abgelaufen. Auf der Oberfläche dieser Oberhäutchenzellen kann man noch den unendlich feinen Kutikularsaum nachweisen, welcher über die ganze Lage wegzieht.

Dann folgt die nächst ältere Epidermisgeneration wieder aus Stratum intermedium, corneum und Oberhäutchen bestehend. Der Verhornungsprozess ist weiter fortgeschritten, man erkennt in den Zellen des Stratum corneum noch Kerne, obgleich geschrumpft, und an diese anschliessend wenige glänzende Körnchen. Der grösste Teil des Zellkörpers ist von der Peripherie der Zelle her fortschreitend weiter verhornt. Die Zellen des Oberhäutchens sind sehr klein geworden, lassen keine Kerne mehr erkennen. Dieselben sind im Verhornungsprozess untergegangen. Auf dieses Oberhäutchen folgt dann die dritte fertig gebildete Epidermisgeneration, welche demnächst bei der folgenden Häutung abgeworfen wird. Hier ist der Verhornungsprozess zu Ende geführt. Die Zellen des einschichtigen Stratum intermedium erkennt man als eine feine, wie eine helle Linie sich darstellende Zone, welche in zerstreut darin vorhandenen dunklen und hellen Körnern die Reste der Zellkerne und der feinen Körnchen zeigen, die auch in der gleichen Schicht der darunter liegenden Generation nachweisbar waren. In dieser Lage findet die Lösung der bei der Häutung abzuwerfenden Schicht statt. Das Stratum corneum selbst zeigt die Zellen so dicht zusammengefügt, dass man ihre Grenzen nicht erkennt. Nur eine feine unregelmässige horizontale Streifung ist vorhanden. Ferner sieht man feine Pigmentkörnchen in feinen strichweisen Schichten. Hier ist also die ganze Zelle zu fester Hornsubstanz umgebildet und abgestorben. Das darauf sitzende Oberhäutchen besteht nun aus unendlich feinen Hornschüppchen, welche sich nach hinten dachziegelartig decken. Es ist von grosser Bedeutung, dass dies keine Kutikularbildung ist, sondern eine besondere Hornschicht darstellt, welche aus gänzlich verhornten Zellen besteht. Eine darüber

wegziehende Kutikula, welche eine nicht durch Grenzen unterbrochene kontinuierliche Schicht darstellt, ist als feiner Saum nicht zu erkennen. Sie tritt erst hervor, wenn man einen Schnitt in starker Natronlauge erhitzt (Wolf u. A).

So finden wir also hier im Grunde genommen an der Epidermis ganz gleiche Verhältnisse, wie bei der Eidechse. Ich bilde nur ein Stückchen Oberhaut ab in einem Zustand, wo sie am schichtenreichsten ist. Ein solcher Befund beschränkt sich auf die obere Fläche der Schuppe. Die untere Fläche und die Schuppentasche, zeigt eine viel schichtenärmere Oberhaut. Man findet nur zwei Epidermisgenerationen übereinander, was darin seinen Grund hat, dass in der Tiefe die Ausbildung der Schichten noch nicht so weit gediehen ist. Auch an dem oberflächlichsten Stratum corneum findet man etwas andere Verhältnisse. Zunächst ist es viel dünner und die Zellen zerfasern, sodass es nicht eine so straffe feste Schicht darstellt. Besonders aber zeigen sich die Elemente des Stratum intermedium verschieden. Es sind auch unter dem oberflächlichsten Stratum corneum grosse kugelige Zellen, welche ihren Plasmakörper dicht mit hellen ziemlich grossen Tröpfchen, Körnern, erfüllt zeigen. Ebensolche Zellen zeigen sich in einer Lage über den basalen Epidermiszellen. Bei Coluber komme ich auf diese Elemente zurück.

Tastflecken.

Anguis bietet für mich grosses Interesse wegen den erwähnten, auf den Schuppen sitzenden Organen. Auf der Mitte jeder Schuppe, d. h. auf deren freier Oberfläche sitzt ein solches Gebilde. Es stellt sich, mit der Loupe betrachtet, als ein weisslicher Punkt dar. Ich habe zwei Stadien dieser Gebilde genauer untersucht. Sie zeigen viel Ähnlichkeit mit den Organen, welche ich bei Hatteria am freien Rande der Oberfläche der Schuppe beschrieben und abgebildet habe.

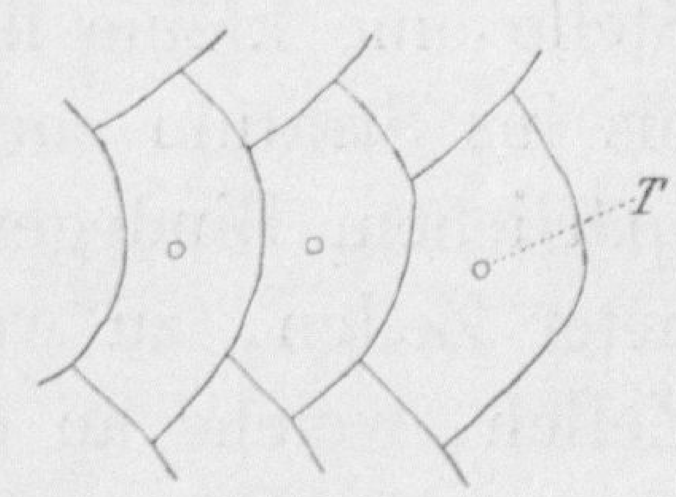


Fig. 10.
Drei Schuppen von der Seitenfläche des Körpers von Anguis fragilis. *T*: Tastflecken.

Auf senkrechtem Schnitt zeigt Fig. 3, Taf. VIII ein solches Gebilde von einem Fötus kurz vor dem Ausschlüpfen. Hier erkennt man im wesentlichen gleiche Verhältnisse, wie bei der erwachsenen Hatteria. Nur sieht man, dass das Gebilde noch im Werden ist und darum treten die Lagen nicht so deutlich hervor wie dort (vergl. Taf. VII, Fig. 11). Hier auf Taf. VIII, Fig. 3 findet man, dass die basale und die mittleren Lagen der Epidermis der Punkt einer lokalen Zellenwucherung sind. Die letztere ist ganz scharf abgegrenzt und stellt eine kugelige Anhäufung grösserer Zellen dar, die sich dunkler färben als die Zellen der angrenzenden Epidermis. Die fötale Epidermis lässt hier auf der Oberfläche der Schuppe bereits die Anlage eines mächtigen Stratum corneum erkennen. Dasselbe ist durch ein Stratum intermedium aus einer einfachen Lage

heller, körnchenhaltiger, platter Zellen getrennt von einem Stratum profundum. Letzteres besteht aus einer basalen Lage von Cylinderzellen und darauf mehreren Lagen von abgeplatteten plasmatischen Zellen. Diesem Stratum profundum entspricht die lokale Zellenwucherung, durch welche das glatt darüber wegziehende Stratum intermedium und corneum als flacher rundlicher Höcker über die freie Oberfläche empor gehoben wird. Zu diesem Gebilde sieht man eine markhaltige Nervenfaser verlaufen. Es ist von grosser Bedeutung, dass wir es hier mit einem rein epidermoidalen Organe zu thun haben. Darin ist die Vergleichbarkeit mit dem bei Hatteria beschriebenen, auf den Schuppen sitzenden Organen begründet.

Bei der ausgebildeten Blindschleiche verhält sich nun aber dieses Organ ganz anders. Wie man mit der Loupe schon sieht, ist an der Stelle dieses Gebildes auf der Schuppe nicht mehr ein kleiner Höcker, sondern nur ein heller Fleck nachweisbar. Dies rührt, wie bei Hatteria, von einer kleinen kreisrunden Unterbrechung des Stratum pigmentosum der Lederhaut her. Auf dem senkrechten Schnitt stellt sich jetzt dieses Gebilde ebenso dar, wie ein solches auf Taf. VIII, Fig. 2 von einer Kopfschuppe von Coronella laevis abgebildet ist. Hier sitzt das Organ nicht mehr in der Epidermis. Vielmehr hat sich an seiner Stelle eine kleine fingerförmige Koriumpapille gebildet und diese erstreckt sich bis ins Stratum corneum empor. In ihrem Innern befindet sich neben äusserst spärlichem Bindegewebe eine Säule übereinander gelegener, horizontal angeordneter Zellen, zu welchen ein Nerv verläuft. Überzogen wird die Papille von Zellen, welche an der Basis der Papille cylindrische, auf deren Spitze kubische Form besitzen und kleine Elemente darstellen. Das Stratum corneum der Epidermis zieht glatt darüber hinweg und die Spitze der Papille ragt durch das Stratum intermedium bis zum Stratum corneum empor.

Da wir dieses Gebilde genau an der Stelle und in gleicher Verbreitung wie das auf Fig. 3 (Taf. VIII) abgebildete Organ des Embryo finden, so ist es sicher aus demselben hervorgegangen und wir haben die Aufgabe, zu untersuchen, wie sich der Zustand des ausgebildeten aus dem embryonalen Gebilde entwickelt hat. Leider standen mir keine Übergangsstadien zu Gebote. Es handelt sich speziell um das Schicksal der auf Fig. 3 mit S bezeichneten Zellen, zu welchen eine Nervenfaser hin verläuft. Gehen diese Zellen in die Zellensäule über, welche auf Fig. 2 die Nervenfaser aufnehmen, oder sind die Zellen der letzteren neu entstandene Gebilde? Ich bin der ersteren Ansicht, d. h. ich bin der Ansicht, dass die Zellensäule in der Papille aus Elementen besteht, welche sich von der Epidermis abgelöst haben. Diese Ansicht begründe ich, abgesehen von vielen in der Litteratur darüber bestehenden Angaben, mit zwei Momenten:

I. auf Fig. 2 besteht in der Epidermis kein Zellen-Komplex, welcher auf den im embryonalen Zustand, wie ihn Fig. 3 darstellt, gewucherten Epidermisbezirk beziehbar wäre, und II. sahen wir bei Amphibien, speziell bei Kryptobranchus (Taf. VI, Figg. 8 und 10), wie sich Zellen von der Epidermis ablösen und dann in der Koriumpapille horizontal übereinander geschichtet nachweisbar sind.

Man wird demnach wohl bei Untersuchung der Übergangsstadien den Vorgang der Ablösung des in der Koriumpapille gelegenen Tastkörperchens von der Epidermis nachweisen können. Es ist noch anzuführen, dass hier in der subepidermoidalen Schicht in einem kleinen Bezirk das Stratum pigmentosum unterbrochen ist und dadurch ein heller Fleck bei Loupenbetrachtung die Stelle dieses eigentümlichen Organs auf jeder Schuppe kennzeichnet. Auf der Textfigur 10, S. 223 sind einige Schuppen vom Rücken einer erwachsenen Blindschleiche wiedergegeben, welche dies darstellen.

Bei Tropidonotus sehen wir hinsichtlich der Epidermis die gleichen Verhältnisse wie bei Lacerta und Anguis. Auf der oberen Fläche der Schuppe sehen wir jene Schichtung auftreten, welche mehrere Epidermisgenerationen übereinander angelegt zeigt (Taf. VII, Fig. 2). Es sind hier nur zwei, nicht wie bei Anguis drei solcher übereinander vorhanden. Das Objekt ist einem Exemplare im Spätsommer entnommen. Auch hier ist nach der Abbildung eine jede Epidermisgeneration aus einem Stratum intermedium, corneum und einem Oberhäutchen zusammengesetzt. Ein Stratum pigmentosum findet sich ebenfalls als dicke Schicht dem subepidermoidalen Bindegewebe eingelagert. Dass ausserdem in der Epidermis selbst Chromatophoren nachweisbar sind, zeigt Taf. VII, Fig. 2, bei Pi ebenfalls. Tropidonotus natrix.

Von Interesse war für mich das Verhalten der Oberhaut an der Unterfläche der Schuppen. Ich gebe solche im senkrechten Schnitte auf Taf. VII, Fig. 15 und Taf. VIII, Fig. 1, wieder. Auf der ersteren zeigen sich noch die typischen Schichtungen, man erkennt aber ein Hervortreten der Zellen des Stratum intermedium, welche als grosse ovale, dicht mit stark lichtbrechenden Körnchen erfüllte Zellen bestehen. Dieselben sind, entsprechend der beiden übereinander gelegenen Epidermisgenerationen, auch in zwei durch die Anlage eines Stratum corneum und Oberhäutchens von einander getrennten Schichten erkennbar. Auf Taf. VIII, Fig. 1, aber, welche von einer anderen Schuppe die Epidermis ganz in der Tiefe der Schuppentasche genommen zeigt, da wo die Oberhaut von der Unterfläche der einen auf die Oberfläche der nächstfolgenden Schuppe umschlägt, erkennt man Verhältnisse, die wohl auch von Leydig schon erwähnt worden sind. Man findet, dass die Zellen der Strata

intermedia der beiden Epidermisgenerationen in hohem Grade gewuchert sind. Sie bilden grosse Massen zusammengeballter kugeliger Zellen, welche mit Fetttröpfchen erfüllt sind. Ihre Fettnatur zeigt sich in intensiver Schwärzung nach Einwirkung von Osmiumsäure an solchen frisch zerzupften Gebilden. Die Zellmassen sind von sehr verschiedener Grösse, wie dies auch auf der Abbildung ersichtlich und verursachen die Bildung von intraepidermoidalen Kavernen. Die letzteren sind meist von ganz abgeplatteten verhornten Zellen ausgekleidet. Auf der Abbildung erkennt man auch, dass diese Gebilde allmählich entstehen durch Vermehrung ursprünglich einzeln angeordneter körnchenhaltiger Zellen.

Das Schicksal dieser Gebilde ist offenbar derart, dass dieselben bei der Häutung abgestossen werden. Daraus ergiebt sich auch, dass sie sich während der Dauer einer oder zwei Epidermisgenerationen ausbilden müssen. Da die Lösung der Hornschicht bei der Häutung gerade im Gebiete des Strat. intermedium stattfindet und diesem auch die Elemente der geschilderten Zellenmassen angehören, so werden sie gerade mitentfernt. Nur wenn, wie der grösste Zellballen auf Fig. 1, Taf. VIII, eine Wucherung schon am Stratum intermedium der tieferen Epidermisgeneration eintritt, wird dieselbe die nächste Häutung noch überdauern und bei der zweitfolgenden erst entfernt werden. Dieser Befund ist offenbar so zu beurteilen, dass wir hier eine Exkretbildung in der Epidermis finden, welche in sofern vom Verhornungsprozess verschieden ist, als eine grosse Masse von Elementen den letzteren abschliessenden Hornzustand nicht erreichen, sondern im körnchenhaltigen Zustande das Ende ihrer Umbildung zeigen. Dabei ist zu beachten, dass sich niemals an diesen Zellen ein Mantel von Hornsubstanz bildet, sondern dass die Bildung von Fett oder Talgtröpfchen im Inneren ihres Plasmakörpers ihre einzige Thätigkeit darstellt. Es handelt sich demnach hier um eine lokal sehr vermehrte Bildung von Hauttalg, der in Perioden zur Ausbildung und Abstossung gelangt, wie auch die ganze Oberhaut in der Bildung aufeinander folgender Epidermisgenerationen eine Periodizität in der Ausbildung aller ihrer Teile, auch des Stratum corneum erkennen lässt.

Tastflecken.

Auf den Kopf- und dorsalen Körperschuppen bei Tropidonotus finden sich Organe, die wieder mit den Tastorganen bei Hatteria und Anguis zu vergleichen sind. Sie treten, wie dies auf der Textfigur 11 dargestellt ist, zu zweien auf jeder Schuppe und zwar in der Nähe des freien Hinterrandes jederseits von dem deutlich hervortretenden medianen Kiel der Schuppe auf und liegen ziemlich nahe zusammen. Auch hier bilden diese Organe keine Prominenzen auf der Schuppe, sondern erscheinen als helle Flecken, hervorgebracht durch eine kreisrunde Unterbrechung des Stratum pigmentosum im subepidermoidalen Binde-

gewebe. Auf dem senkrechten Schnitte erkennt man ein ähnliches Verhalten, wie es auf Taf. VIII, Fig 2 von Coronella laevis abgebildet ist. Die Papille, welche die Tastkörperchen birgt, ist häufig etwas breiter und es können 2—3 solcher Zellensäulen von horizontal übereinander geschichteten Elementen darin angeordnet sein, wie ich dies auch beim Krokodil noch schildern werde. Das Stratum corneum verläuft ohne stärkere Ausbildung glatt darüber weg.

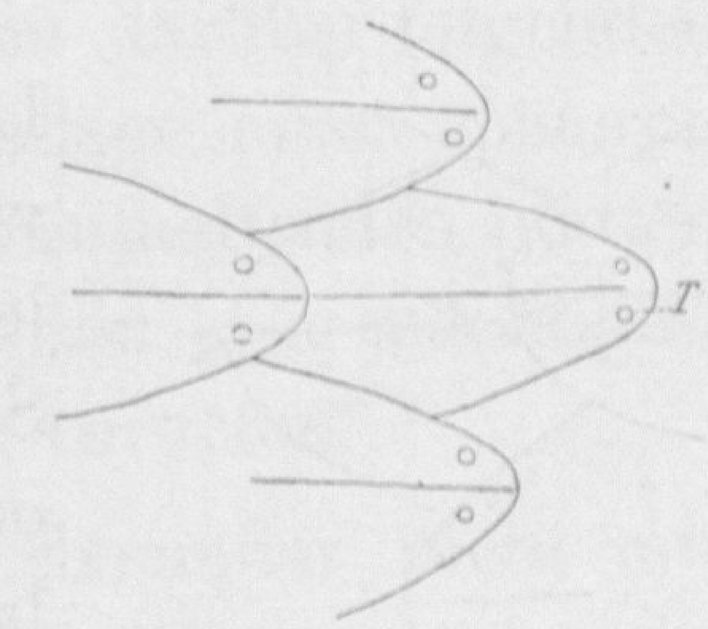


Fig. 11.
Einige Körperschuppen von Tropidonotus natrix mit Tastflecken (*T*).

Coronella laevis.

Coronella laevis. Die glatte Natter zeigt ihre Oberhaut in gleicher Weise differenziert, wie die vorher geschilderten Reptilien. Taf. VII, Fig. 4 zeigt die Schichtung auf der freien oberen Fläche einer Schuppe. Auch hier sehen wir zwei Epidermisgenerationen übereinander geschichtet. Fig. 2 auf Taf. VIII stellt ein Tastorgan auf einer Kopfschuppe dar. Es zeigt sich hier die fingerförmige Koriumpapille, bis zum Stratum corneum der oberflächlichsten Epidermisgeneration emporragend. Sie wird überzogen von protoplasmatischen cylinder- und kugelförmigen Elementen in einfacher Lage und in ihrem Innern erkennt man die Säule horizontal übereinander gelagerter Zellen, zu welchen eine Nervenfaser tritt. Was die Anordnung dieser Organe auf den Körperschuppen betrifft, so erkennt man dieselbe auf Textfigur 12. Auf jeder Schuppe sitzt ein einziges solches Gebilde in der Mitte nahe dem freien hinteren Rande einer jeden Schuppe. Sie finden sich besonders in der vorderen Rumpfhälfte, nehmen nach hinten in der Weise ab, dass sie auf vielen Schuppen fehlen, bis dann am Rumpfende gar keine mehr bestehen. Sie erscheinen als blasse kreisrunde Flecken, ohne dass sie eine Prominenz an der Oberfläche bilden.

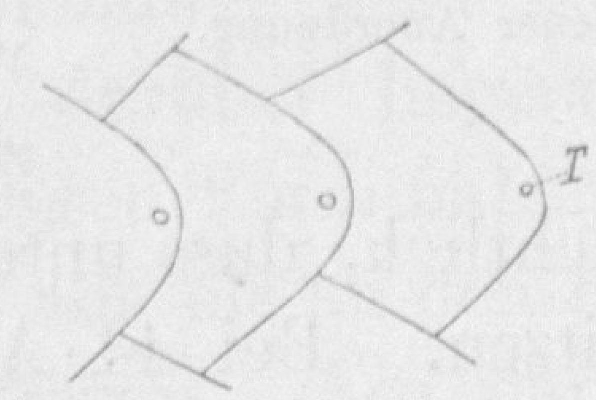


Fig. 12.
Drei Körperschuppen von Coronella laevis. *T*: Tastflecken.

Pelias berus.

Pelias berus. Von der Kreuzotter habe ich nur auf die Anordnung der Tastorgane auf den Schuppen geachtet und dieselbe auf Textfigur 13 abgebildet. Man findet hier verschiedene Zustände. Das als Norm zu bezeichnende Verhalten stimmt mit dem bei Tropidonotus natrix dargestellten Befunde überein, d. h. es bestehen auf jeder Schuppe zwei Organe jederseits von dem leicht vorspringenden medianen Kiel in der Nähe des freien hinteren Schuppenrandes. Daneben bestehen aber Abweichungen, insofern man zuweilen auf einer Schuppe nur ein solches Organ findet. Dasselbe liegt aber nicht median, sondern seitlich von dem Kiel, es

ist auf der anderen Seite des letzteren dann ein solches Organ nicht entwickelt. Ferner kommen Vermehrungen dieser Organe vor, dass z. B. auf der einen Seite des medianen Kiels drei solcher Gebilde nachweisbar sind, längs des freien hinteren Schuppenrandes angeordnet.

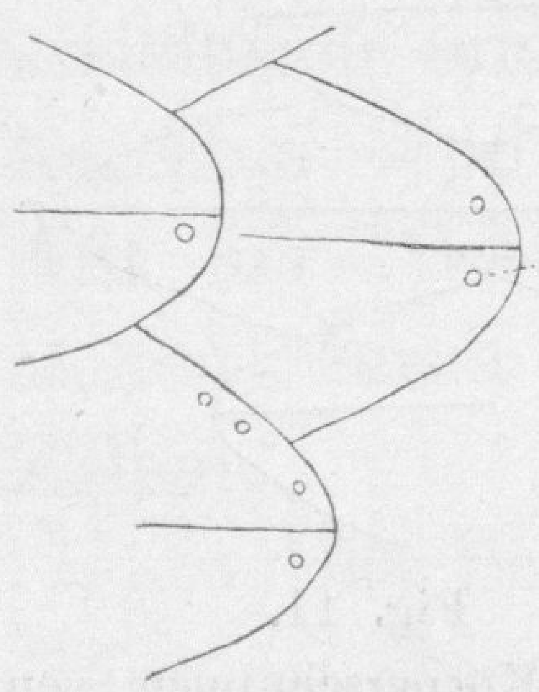


Fig. 13.
Drei Körperschuppen von Pelias berus mit Tastflecken (*T*) in verschiedener Anordnung.

Diese Befunde sind einer jungen Kreuzotter von 21 cm Länge entnommen. Sie scheinen mir deshalb von Interesse, weil sie zwischen den bei Hatteria und bei den anderen bis jetzt geschilderten Reptilien eine Vermittelung herstellen. Bei Schlangen ist das Vorhandensein und die verschiedene Anordnung dieser Schuppenpunkte schon vielfach beobachtet und beschrieben worden, meist in Hinsicht auf die Systematik. So finde ich in einer kleinen Arbeit von Reinhardt vom Jahre 1861 (Archiv f. Naturgeschichte) unter dem Titel: „Gruben an den Schuppen mancher Schlangen", 191 Species von in- und ausländischen Schlangen zusammengestellt, bei welchen die Gebilde zum Teil fehlen, zum Teil als eines oder zu zweien auf jeder Schuppe nachweisbar sind. Dort ist ersichtlich, dass unter den 191 Arten 85 gar keine solchen Organe auf Schuppen besitzen. Bei 44 Arten findet man je ein, bei 62 je zwei Organe auf jeder Schuppe. Man erkennt hieraus, dass diese Gebilde nicht konstante sind. Treten sie phylogenetisch zuerst hier bei Schlangen auf, so würden sie in fortschreitender Ausbildung begriffen sein. Sind sie hervorgegangen aus anderen Organen niederer Wirbeltiere, so sind sie in Rückbildung und im Verschwinden begriffen.

Crocodilus.

Crocodilus. Bei verschiedenen Embryonen und bei jungen Exemplaren von Krokodilen, deren Species ich nicht genau bestimmen konnte, fand ich auf jeder Körperschuppe in der Mitte ebenfalls einen hellen kreisrunden Bezirk, den ich seiner Anordnung nach für homolog mit den bei Anguis, Hatteria und den geschilderten Schlangen beschriebenen Gebilden halten muss. Sie sind auf Textfigur 14 auf einigen Schuppen der seitlichen Bauchwand dargestellt.

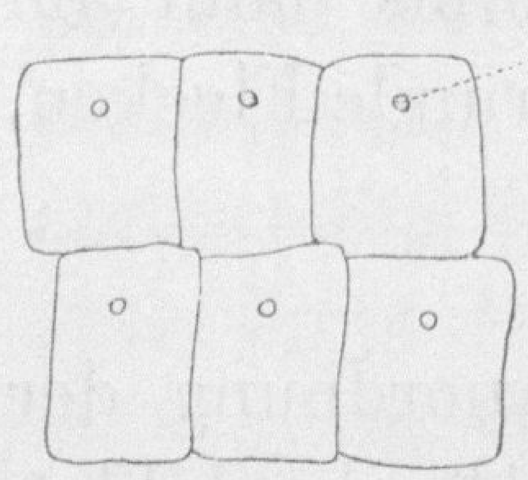


Fig. 14.
Einige Körperschuppen von Crocodilus. *T*: Tastflecken.

Mit der Loupe betrachtet erscheinen sie als kreisrunde seichte Vertiefungen, in deren Mitte sich ein kleiner flacher Hügel befindet. Sie sind farblos und heben sich daher als blasse Bezirke auf dem gelben oder dunklen Grunde der Umgebung ab. Drückt man leicht mit einer stumpfen Nadel auf diese Gebilde, so erweisen sie sich als weiche Bezirke der Oberhaut, viel weicher, als die starre feste Decke, welche die angrenzende Epidermis bildet. Auf senkrechtem Schnitt

stelle ich ein solches Gebilde von dem gleichen Krokodil dar, nach welchem auch die Textfigur 14 gezeichnet wurde. Taf. VII, Fig. 12 zeigt, dass eine flache grosse Lederhautpapille dem Gebilde zu Grunde liegt. Die Epidermis lässt bei diesem jungen Tiere ein vielschichtiges Stratum profundum erkennen, bestehend aus einer basalen Cylinderzellenschicht mit mehreren darüber folgenden Lagen abgeplatteter Zellen. In diesen erblicke ich die Voranlage einer späteren Epidermisgeneration. Darüber folgt ein aus helle Körnchen enthaltenden platten Zellen bestehendes Stratum intermedium und auf dieses folgt ein sehr mächtiges, aus völlig verhornten Elementen zusammengesetztes Stratum corneum.

Ob es ein Oberhäutchen trägt, konnte ich bei dem Exemplar nicht mit Sicherheit erkennen. Jedenfalls besteht auch hier das für Reptilien so charakteristische Verhalten der Epidermis, wonach Generationen komplizierten Baues periodisch einander folgend ausgebildet werden. An Stelle des hellen Fleckes auf der Schuppe, also im Bereich der angegebenen flachen Koriumpapille erfährt die Oberhaut eine Modifizierung. Das Stratum profundum zeigt seine basale Cylinderlage zu kubischen Zellen abgeflacht und die darüber liegenden Zellen sind nicht abgeplattet, sondern grösser, sich der kugeligen Form nähernd. Ihr Plasmakörper färbt sich dunkler und sieht trübkörniger aus als an den Elementen der gleichwertigen Schicht der angrenzenden Epidermis. Ein darauf folgendes Strat. intermedium ist nur andeutungsweise in Form einzelner platter, von einander getrennt angeordneter, Körnchen enthaltender Zellen vorhanden. Das Stratum corneum der Oberhaut hört mit scharf abgesetztem Rande bei X auf Taf. VII, Fig. 12 auf und nur seine tiefen Zellen setzen sich auf die Hornschicht des Grubenorgans fort. Dieselbe besteht hier aus wenigen Zellenlagen am Rande der Grube. Gegen die Mitte zu werden die Zellenlagen reichlicher und es wird dadurch ein kleiner flacher Epidermishügel gebildet. Die Zellen, welche hier die Hornschicht zusammensetzen, sind nicht so vollkommen verhornt wie an der indifferenten Oberhaut. Während diese Schicht an der glatten Oberfläche der Schuppe aus stark glänzenden hellgelb gefärbten Zellschüppchen besteht, die so fest zusammengefügt sind, dass sie eine einheitliche Schicht herstellen, an welcher man Zellgrenzen gar nicht unterscheiden kann, sind die Zellen des Epidermishöckers C^1 Fig. 12 blass violett gefärbt, ihre Grenzen sind erkennbar, auch besteht die Tendenz zu zerfasern, was auf ein weniger festes Gefüge der Elemente hinweist. Der Zellkörper ist äusserst fein granuliert und man kann in vielen Fällen noch geschrumpfte Kernreste in den Zellen nachweisen. Die weiche Beschaffenheit dieses Bezirkes erklärt sich also erstens aus einer geringeren Dicke des Stratum corneum; durch die geringere Zahl von Zellenlagen und

zweitens durch eine nicht so intensive Verhornung, welche die Zellen hier erleiden.

Was die Epidermis hier an diesem Gebilde im ganzen betrifft, so lege ich auf verschiedene Momente ein grosses Gewicht: Ihre Beschaffenheit ist eine einfachere als die der glatten Oberhaut. Es bestehen nicht mehrere Epidermisgenerationen mit charakteristischen Schichten. Das Stratum profundum besteht aus grossen trübkörnigen Zellen und lässt hierin eine Ähnlichkeit mit den bei Teleostiern und Amphibien geschilderten Perlorganen und Epidermishöckern erkennen. Die Hornschicht ist im Gegensatz zu den Organen bei jenen Formen schwächer entwickelt und weniger verhornt. Ein Oberhäutchen konnte ich darauf nicht nachweisen.

Von besonderem Interesse ist der in dem unterliegenden Korium gebotene weitere Bestandteil dieses Organs. Das subepidermoidale Bindegewebe ist hier reichlich vermehrt und bildet hierdurch nicht nur die breite flache papillenartige Erhebung dieses Bezirks, sondern sie drängt auch ebenso die darunterliegende straffe Lederhaut in die Tiefe, sodass dieselbe auf dem Schnitte einen flachen, nach der Tiefe konvexen Bogen beschreibt. Das Gewebe dieser subepidermoidalen Bindegewebsverdickung ist gallertig, arm an Fasern und Zellen. In der Mitte der Papille, nahe der Epidermis, sind ihm eine grössere Anzahl von Zellensäulen, Tastkörperchen eingelagert. Zu diesen Gebilden verlaufen markhaltige Nervenfasern empor, welche die Lederhaut senkrecht durchsetzen und divergierend zu den genannten Zellenballen treten. Auf dem Schnitte sind drei solcher Gebilde dargestellt. Verfolgt man dies ganze Organ in der Schnittserie, so zeigt sich, dass eine grössere Zahl, etwa 6—8 solcher Tastkörperchen darin vorhanden sind.

Wir sehen in diesem Organ, wenn wir es mit dem bei Coronella an gleicher Stelle auf den Schuppen angeordneten Gebilden vergleichen eine voluminösere Ausbildung der dort einfacheren Verhältnisse. Nicht nur die Lederhautpapille ist viel stärker entwickelt, sondern auch die überziehende Epidermis ist weitergehend modifiziert und es liegt nicht ein einziges, sondern eine Gruppe von Tastkörperchen in der Koriumpapille.

Chamaeleo. C h a m a e l e o. Beim Chamäleon fand ich in Bezug auf die Schichtung der Oberhaut die gleichen Verhältnisse wie bei der Eidechse. Die Schuppen dieser Form sind deshalb von Interesse, weil sie erstens vielfach nicht dachziegelartig gestaltet sind, sondern einfach rundliche flache Höcker darstellen. Ferner sind sie nicht alle gleich, sondern es zeigen sich grössere Schuppen und zwischen denselben sind ganz kleine solche angeordnet. Hierdurch könnte die Vorstel-

lung von Gruppenstellung erwachsen. Diese wird aber hinfällig, wenn man erkennt, dass niemals ein Komplex solcher kleiner Schuppen um eine grosse besteht, derart, dass sie derselben zugehören, sondern indem einzelne kleine Schüppchen zwischen zwei grösseren liegen, stehen sie in Beziehung zu zweien oder sogar unter Umständen zu drei grossen Schuppen. Dadurch werden die Gruppen nicht von einander abgrenzbar, weil sie nicht in sich abgeschlossen sind. Auf der Oberfläche von vielen Schuppen des Kopfes und auf den grösseren Schuppen des Körpers sitzen Gebilde und zwar auf jeder Schuppe ein einziges, welches in seinem Bau mit den bei Hatteria geschilderten Organen übereinstimmt. Dieselben stellen also insoferne gegenüber dem bei Anguis und Schlangen geschilderten Verhalten einen primitiven Zustand dar, als nicht Nerven aufnehmende Tastkörperchen unter der Epidermis liegen, sondern die Nerven in die Epidermis selbst eintreten, deren basale Zellen eine spezielle Ausbildung im Dienste eines Hautsinnes erfahren haben. Diese Hautsinnesorgane gestatten aber infolge ihres Baues zunächst keine Vergleichung mit den Hautsinnesorganen der Fische und Amphibien.

Chamaeleo bietet noch in anderem Sinne Interesse dar. Bekanntlich ist hier das Stratum pigmentosum in sehr hoher Differenzierung ausgebildet. Es liegt wie bei allen Reptilien in dem subepidermoidalen Bindegewebe und besteht aus drei Schichten, in welchen die Zellen an Grösse und an Qualität des Pigmentes verschieden sind. Indem die Zellen der tieferen Schichten Fortsätze zwischen die Elemente der darüber gelegenen Schicht hindurch schicken, verdecken sie diese in verschiedenem Maasse und dadurch werden äusserst mannigfache Färbungen der Haut hervorgebracht. Wenn auch den Pigmentzellen eine eigene Bewegung zukommt, sei es, dass sie ihre Fortsätze ausstrecken und einziehen, sei es, dass nur der Farbstoff mit gewissen Teilen des Plasma in seiner Verteilung in der Zelle wechselt, sodass die Form der ganzen Zelle gleich bleibt und reich verästelt in bestimmten ungefärbten Teilen des Plasma fixiert ist, so sind doch Einrichtungen an der Haut ausgebildet, die vielleicht den Vorgang des Farbenwechsels beeinflussen. Wir finden nämlich eine Einrichtung, welche ich bei Rana genau beschrieben habe, auch hier ausgebildet. Es sind glatte Muskelzellenbündel, welche aus der Epidermis heraus sich in die Lederhaut erstrecken. Sie sind auch bei Eidechsen, wie ich oben schilderte, vorhanden, treten aber hier reichlicher in jeder Schuppe auf. Obgleich ich nicht junge Entwickelungsstadien untersucht habe, zweifle ich doch nicht daran, dass auch hier wie bei Rana diese Muskelzellen von der embryonalen Epidermis gebildet werden. Immerhin gebe ich zu, dass diese Frage hier noch eine offene ist. Jedenfalls bestehen solche Bündel glatter Muskelzellen bei Chamaeleo sehr reichlich und

man kann sich vorstellen, dass ihren Kontraktionen, die wohl durch Reize auf die Haut ausgelöst werden, auch auf die Chromatophoren einwirken. Somit kann diesem Apparat eine Einwirkung auf den raschen Farbenwechsel der Haut zugesprochen werden.

Besprechung der Befunde bei Reptilien.

Die Kutis der Reptilien ist im ausgebildeten Zustand niemals glatt, sondern stets mit Erhebungen besetzt, an deren Bildung Lederhaut und Epidermis beteiligt sind. Dieselben stellen entweder grosse Platten oder stumpfe Höcker, oder endlich typische, dachziegelartig sich deckende Schuppen dar. Ausser den dadurch bedingten grossen Lederhauterhebungen bestehen nur an gewissen Punkten und in bestimmter Anordnung jene kleinen fingerförmigen Erhebungen des Korium, die in die Epidermis hineinragen, ähnlich wie ich sie bei Amphibien, z. B. Kryptobranchus, geschildert habe.

Lederhaut.

An der Lederhaut sind zwei Schichten zu unterscheiden: 1. Das tiefgelegene straffe Korium, aus Lamellen bestehend. Jede Lamelle ist aus parallel verlaufenden Faserbündeln zusammengesetzt. Die Faserbündel der benachbarten Lamellen kreuzen sich immer rechtwinklig. Das straffe Korium erhält sich sehr gleichartig und beteiligt sich nur durch eine geringe Erhebung an der Schuppenbildung. 2. Über diesem straffen Korium liegt die subepidermoidale Schicht.

Ihre Grundlage wird durch lockeres Bindegewebe dargestellt. In ihr findet sich aber ausserdem das Stratum pigmentosum, das eine sehr verschiedene Ausbildung besitzt und ferner ist in ihm, wenn vorhanden, unter dem Stratum pigmentosum eine Knochenschuppe (Anguis, Crocodilus) oder deren Rudiment (Lacerta) ausgebildet. Diese ganze subepidermoidale Schicht ist es, welche durch lokal stärkere Ausbildung ihres Gewebes die Prominenz der verschiedenen Schuppengebilde hervorbringt.

Sehr charakterisch sind in den der Epidermis zunächst gelegenen Teilen dieser Schicht senkrecht zur Oberhaut aufsteigende Fasern, welche vielfach mit den Zellen der basalen Epidermisschicht direkt zusammenhängen. Mit solchen Fasern stehen auch die Chromatophoren des Stratum pigmentosum in Beziehung.

Wo letzteres durch mehrere Lagen verschieden pigmentierter Zellen dargestellt wird, sind es immer die Zellen der tiefsten Pigmentschicht, welche längs dieser Fasern durch die darüber gelegenen Chromatophorenlagen hindurchtreten. Durch das Bestehen solcher Fasern erscheinen die oberflächlichen Pigmentlagen durch helle senkrechte Streifen zerklüftet. Die geschilderten Verhältnisse der subepidermoidalen Schicht treten deutlich hervor an Stellen, wo das Stratum pigmentosum tief gelegen ist, sodass zwischen diesem und der Basalfläche der Epidermis eine Schicht einfach lockeren Bindegewebes besteht. An anderen Punkten erkennt man die senkrecht aufsteigenden Fasern deshalb nicht, weil das Stratum pigmentosum nicht nur der Basis der Epidermis dicht angelagert ist, sondern auch die Fortsätze seiner Zellen in die Intercellularräume der Epidermis hineinsendet. Dadurch wird der Zusammenhang der basalen Epidermiszellen mit dem unterliegenden Bindegewebe verdeckt. Solche Stellen sind z. B. auf Taf. VII, Fig. 14 abgebildet.

An vielen Punkten findet man in der subepidermoidalen Schicht auch glatte Muskelzellen, welche bei Lacerta und Chamaeleo grossenteils in der Weise, wie ich es bei Anuren schilderte, mit der Oberhaut in Beziehung stehen. Bei der Epidermis komme ich auf diese Elemente zurück.

Ebenso verlaufen in der subepidermoidalen Schicht die Nervenfasern zur Epidermis hinauf und die Schuppenpapillen sind sehr reich an Nervenfasern. Einige endigen in subepidermoidalen Tastkörperchen, auf diese gehe ich bei Besprechung der Hautsinnesorgane noch ein; andere treten in die Epidermis selbst ein, um zwischen deren Zellen sich zu verästeln.

Die Oberhaut der Reptilien ist durchweg geschichtet, entbehrt völlig der Schleimzellen, zeigt lymphatische Elemente nur äusserst spärlich zwischen den Epithelzellen, dagegen treten Chromatophoren dazwischen häufiger auf. Sämtliche Oberhautzellen erleiden in dem Maasse, wie sie gegen die freie Oberfläche vordringen, einen Verhornungsprozess. Derselbe tritt aber nicht, wie bei Fischen und Amphibien gleichmässig fortschreitend auf, sondern lässt eine charakteristische Periodizität erkennen. Die Epidermis.

Auch hier stellt die basale Zellenlage eine Matrix dar, welche unter zahlreichen Teilungsvorgängen oberflächliche Zellenlagen hervorgehen lässt. Solcher werden stets eine gewisse Anzahl gebildet und dann sistiert der Vermehrungsprozess vorübergehend, um nach kurzem wieder einzusetzen und abermals eine oberflächliche Schicht von einer gewissen Anzahl von Zellenlagen zu bilden. Eine jede solche auf einmal gebildete Schicht habe ich als **Epidermisgeneration** bezeichnet. Ihre Elemente durchlaufen ganz bestimmte Veränderungen, welche in einem verschiedengradigen Verhornungsprozesse bestehen,

der mit dem völligen Untergang und der endlichen Abstossung der Zellen endigt. Es werden nicht einzelne Zellen, sondern ganze Schichten zahlreicher Zellenlagen in den periodischen Häutungen abgeworfen und bei jeder einzelnen Häutung wird eine Epidermisgeneration beseitigt.

Wenn eine Haut abgeworfen wird, tritt eine darunter gelegene Epidermisgeneration zu Tage, die vorher schon vorgebildet war. Aber auch unter dieser kann bereits eine spätere Epidermisgeneration angelegt sein und daraus ergiebt sich eine für die Reptilien sehr charakteristische Schichtung der Oberhaut, in welcher wie z. B. auf Taf. VII, Fig. 3 drei Epidermisgenerationen gleichzeitig, in verschiedenen Stadien ihrer Heranbildung übereinander gelagert, bestehen können.

Was nun den Bau einer Epidermisgeneration betrifft, so besteht eine solche von vornherein aus zwei Schichten, aus welchen dann drei werden. Man kann dabei von einem embryonalen Stadium ausgehen, in welchem die ganze Oberhaut, bevor Schuppen angelegt sind, eine ganz gleichmässige glatte Beschaffenheit zeigt und nur aus einer basalen Cylinderzellenlage und einer daraufliegenden aus platten Zellen bestehenden Deckschicht sich zusammensetzt. Aus diesem Zustand entwickelt sich erst eine Epidermisgeneration dadurch, dass von der basalen Zellenlage gegen die Deckschicht zu mehrfache Lagen abgeplatteter Zellen gebildet werden. Die Basalschicht gehört zu keiner Epidermisgeneration, sie ist Matrix für alle. Aber die darüber liegenden Elemente stellen eine Epidermisgeneration dar, an welcher man eine Grundschicht aus vielen Lagen platter Zellen bestehend und eine Deckschicht, als eine einzige Lage noch stärker abgeplatteter Zellen, unterscheiden kann. Die Zellen der Deckschicht zeigen einen äusserst feinen Kutikularsaum.

Die Lagen abgeplatteter Zellen sind die Bestandteile eines Stratum corneum, die Deckzellen stellen die Anlage eines Oberhäutchens dar.

Diese Gebilde alle erleiden nun einen Verhornungsprozess, der von der Oberfläche aus in die Tiefe allmählich fortschreitet. Am festesten werden dabei die Zellen des Oberhäutchens. In denselben tritt nicht eine Körnchenmasse auf, sondern sie verhornen unter dem Kutikularsaum zuerst unter der Bildung einer senkrechten Strichelung. Darin sah ich das Homologon eines tieferen Teils des Kutikularsaums, wie er bei allen Fischen und Amphibienlarven bestand. Dann verhornt die ganze Zelle unter beträchtlicher Verkleinerung ihres ganzen Volums und unter Schwinden des Kernes. Alsdann sind die Oberhäutchenzellen kleine sich dachziegelartig deckende Hornschüppchen, die an der freien Oberfläche durch einen äusserst feinen Kutikularsaum zusammengehalten werden.

Die darunterliegenden Zellen des Strat. corneum erleiden einen in anderer

Weise sich abspielenden Verhornungsprozess, indem in den zunächst leicht abgeplatteten Zellen mit centralem scheibenförmigen Kern in der Umgebung des letzteren reichlich kleine helle Körnchen auftreten, während das periphere Plasma eine dunkle äusserst feingranulierte Beschaffenheit annimmt. Dieser periphere Teil wird direkt in Hornsubstanz übergeführt, die centralen Körnchen halten sich längere Zeit mit dem Kern. Dann gehen sie mit dem Kern allmählich auch ganz in dem Verhornungsprozess unter, der von der Peripherie aus nach dem Centrum der einzelnen Zelle fortschreitet. Dabei treten die Zellen untereinander in so feste Verbindung, dass sie eine einheitliche, mechanisch nicht in ihre Formelemente zerlegbare, feste Hornlamelle bilden. Dieser Prozess ergreift nun nicht alle Lagen dieser Schicht, sondern eine unterste einfache Zellenlage verändert sich nur soweit, dass in dem Plasmakörper ihrer Zellen feine Körner auftreten, es kommt dann nicht zu einem Verhornungsprozess an der Peripherie der Zelle, sondern die ganzen Zellen trocknen zuletzt ein und sie stellen die Schicht dar, in welcher die Ablösung des oberflächlichen Stratum corneum mit seinem Oberhäutchen erfolgt. Darunter findet sich die Anlage des Oberhäutchens der nächst folgenden Epidermisgeneration. Eine solche lässt somit eigentlich drei Schichten unterscheiden, indem die tiefste Zellenlage der Hornschicht nur als Körnerzellenlage bis zur Häutung bestehen bleibt. Diese Lage betrachte ich aber als einen in der Verhornung zurückgebliebenen Teil des Stratum corneum.

Am stärksten und am reichsten an Zellenlagen ist die Epidermis auf der oberen Fläche einer Schuppe ausgebildet. An der Unterfläche der Schuppen, wo eine solche existiert und an den Schuppentaschen hat die Epidermis weniger Zellenlagen, man kann aber doch die Anlagen mehrerer Generationen übereinander unterscheiden.

Von speziellem Interesse sind Anhäufungen von körnchenhaltigen Zellen, welche durch Wucherungen der Elemente der Körnerzellenlage entstehen. Sie stellen Ballen von solchen kugeligen Fettkörnchen enthaltenden Zellen dar, welche an der Grenze zwischen zwei Epidermisgenerationen sich finden. In ihnen sehe ich unregelmässige Anhäufungen eines fettigen Hautexkretes, das im Häutungsprozess mit abgestossen wird. Solche Gebilde fand ich bei Schlangen, Eidechsen und Blindschleichen, sie werden wohl noch viel verbreiteter sein.

In der Bildung mehrerer Epidermisgenerationen übereinander und der darauf beruhenden eigentümlich komplizierten Schichtung der Oberhaut sehe ich ein für die Reptilienoberhaut ganz charakteristisches Verhalten.

Betrachten wir nunmehr die Organe, welche ausser den Schuppenbildungen die Haut der Reptilien besitzt, so ist zunächst zu konstatieren, dass Drüsen vollkommen fehlen. Alle Gebilde müssen naturgemäss in topographische Beziehung Epidermoidalorgane.

zu den Schuppen treten, sie sitzen diesen Organen auf. Solche auf Schuppen sitzende Organe fanden sich bei Reptilien sehr verbreitet als helle Flecken, welche als einer, zwei oder mehrere auftreten und bald in der Mitte, bald nahe dem hinteren freien Rande der Schuppe angeordnet sind. Ausserdem sind die Schenkelorgane der Eidechsen hier anzuführen. Den Bau des auf den Schuppen nachweisbaren Fleckens habe ich oben bei Hatteria, Anguis, Coronella, Tropidonotus und Crocodilus geschildert. Schon unter diesen Formen kann man eine grosse Verschiedenheit im Bau dieser Organe erkennen, doch eine derartige, dass man eine Reihe aus den fertigen Zuständen leicht aufstellen kann. Was den allgemeinen Charakter dieser Bildungen betrifft, so gehören sie zweifellos zu den sensoriellen Hautorganen, denn es verlaufen stets starke Nervenfasern zu ihnen.

Demgemäss müssen sie ursprünglich epidermoidaler Natur sein, denn die Epidermis ist der Sitz der die äusseren Eindrücke perzipierenden Elemente, sie bildet Sinnesepithel aus. Wo wir also die genannten Schuppenpunkte ihren wesentlichen Bestandteilen nach in der Epidermis sitzen sehen, haben wir die primitiven Verhältnisse vor uns. Dies zeigt sich bei Hatteria und bei Föten von Anguis fragilis.

Bei Hatteria sind in einem kleinen kreisrunden, scharf begrenzten Bezirk die basalen Epidermiszellen zu grossen hellen Elementen entwickelt, welche basal in ein feines Fasernetz übergehen, in welches ein Nerv eintritt. Über den basalen Zellen folgt eine einfache platte Lage heller Körnerzellen und dann ein kaum verdünntes Stratum corneum. Das unterliegende Bindegewebe wird nur dadurch beeinflusst, dass das genannte subepidermoidale, den Nerven aufnehmende Fasernetz die dem subepidermoidalen Bindegewebe eingelagerte Pigmentzellenschicht, die sonst der Epidermis hier dicht angeschlossen ist, leicht in die Tiefe drängt und etwas verdünnt.

Wir haben hier also im erwachsenen Zustande ein rein epidermoidales Organ vor uns.

In diesem Zustande besteht es auch bei Föten von Blindschleichen vor dem Ausschlüpfen, naturgemäss seinem embryonalen Charakter entsprechend modifiziert, aber es ist ein rein epidermoidales Gebilde. Bei der erwachsenen Blindschleiche bleibt es aber nicht in gleicher Form bestehen, sondern die den Nerven aufnehmenden Zellen sind von der Epidermis abgelöst, liegen als Zellensäule in einer fingerförmigen Koriumpapille, über welche die Epidermis verdünnt aber glatt wegzieht. Es sind also hier die Reiz perzipierenden Zellen ins Korium gerückt und damit nimmt letzteres Teil an dem Aufbau dieser Gebilde, die dann nicht mehr bloss Epidermis- sondern Kutisorgane darstellen.

Sie verhalten sich in dieser Weise auch bei Schlangen, während sie bei Crocodilus noch eine weitergehende Ausbildung erfahren, die sowohl die Oberhaut, als auch das unterliegende Gewebe betrifft. Hier besteht eine flache aber sehr grosse Koriumpapille, in welcher eine grössere Anzahl von nervenaufnehmenden Zellensäulen, Tastkörperchen liegen. In der Umgebung derselben ist ein sehr zellen- und faserarmes gallertiges Gewebe ausgebildet, das die Masse der Papille darstellt. Zu beachten ist noch, dass hier starke Blutgefässe in der Umgebung der Tastkörperchen entwickelt sind.

Die Epidermis ist an der Stelle dieser Papille ebenfalls verändert. Sie bildet einen stumpf konischen Zapfen und der Verhornungsprozess ist nicht so intensiv, wie in der glatten Oberhaut, vor allem sind hier nicht mehrere Epidermisgenerationen übereinander nachweisbar. Die Oberhaut ist an einem kreisrunden Bezirk derart verändert, dass die dicke Schichtung wie mit dem Locheisen ausgeschlagen aufhört und aus der Tiefe der so unterbrochenen Stelle erhebt sich jener Konus, der, obgleich seine Elemente nicht so vollkommen verhornen wie an der glatten Oberhaut, doch einen gewucherten Bezirk darstellt, der sehr reich an Zellen ist. Die Zellen zeigen hier eine einfache Schichtung und verhornen gleichmässig, ohne periphere Hornmantelbildung und ohne Auftreten von Körnern um den Kern. Es tritt eine gleichmässig fein granulierte Beschaffenheit des ganzen Zellkörpers ein, unter welchen die Zelle erhärtet. Der Kern bleibt dabei stets auch in den oberflächlichsten Schichten erhalten.

So finden wir, wie diese Organe, welche bei Reptilien sehr verbreitet auf den Schuppen sitzen, ursprünglich epidermoidale sensorielle Apparate darstellen, um dann, indem sich die perzipierenden Elemente in die Tiefe zurückziehen, einen komplizierten Bau anzunehmen. Vergleichen wir sie mit den Hautsinnesorganen der wasserlebenden Formen, so sind hier neben den Knospen und Endhügeln auch die Perlorgane zu berücksichtigen, doch will ich dies später besprechen.

Hier sind vielmehr noch die Schenkelorgane der Eidechsen vorzunehmen, welche in ihrer Anordnung auf Schuppen mit den Tastorganen der anderen Reptilien übereinstimmen. Auch ihre epidermoidale Anlage gleicht derjenigen der Schuppenflecken, wie sie bei Blindschleichen auftreten.

Es wird aber hier der Schwerpunkt bei der Weiterentwickelung auf eine in die Tiefe gehende mächtige Epidermiswucherung gelegt. Dieselbe bildet ein Keimlager und die aus diesem hervorgehenden Zellen verhornen. Zugleich aber ragt das Keimlager in einen Lymphraum hinein, und tritt offenbar in nahe Beziehung zu ihm. Nach seinem späteren Bau hat demnach dieses Organ keine sensorielle Bedeutung, es treten keine grösseren Nerven zu ihm. Es werden viele Hornzellen entwickelt und diese sind locker genug gefügt, um flüssige Stoffe,

die dem Lymphraum entnommen werden, zwischen sich durchsickern zu lassen. Solche Flüssigkeit verdunstet an der Oberfläche. Sie kann bestimmte Riechstoffe enthalten, sodass wohl hier ein mit dem Geschlechtsleben in Beziehung stehender Apparat hergestellt wird, der analog ist den Präputialdrüsen gewisser Säugetiere. Die phylogenetische Ableitung dieser Organe der Eidechsen ist sehr schwierig. Jedenfalls ist ihr ursprünglicher Bau durch den Funktionswechsel so sehr verdeckt, dass man kein sicheres Urteil abgeben kann. Es erscheint ebenso willkürlich, sie mit den Perlorganen der niederen Formen wie mit den Hautsinnesorganen oder Drüsen in Beziehung zu bringen.

Der Verhornungsprozess darf auf keinen Fall massgebend sein, denn ich habe schon betont, wie dieser Vorgang an der ganzen Oberhaut auftritt und alle von der Oberhaut gebildeten Organe unter Umständen ergreifen kann. Hornorgane sind niemals ein phylogenetischer Begriff, solche Organe sind nur analog. Die besprochenen Schuppenflecken, Tastorgane, welche auf den Schuppen der Reptilien vorkommen, zeigen insofern eine Anordnung, welche für uns von Interesse ist, als sie bei den primitivsten Formen, wie Hatteria, zu mehreren auf jeder Schuppe an deren freiem Rande getroffen werden. Bei Schlangen sitzen sie bald zu zweien, bald nur als eines auf jeder Schuppe, ebenso bei Anguis und Crocodilus. Man darf aber daraus doch nicht etwa darauf schliessen, dass diese Gebilde mit dem Ausscheiden der sinnesempfindlichen Zellen aus dem Epidermisverband an Zahl und Verbreitung abnehmen, wenn dies auch im allgemeinen hervortritt. Dagegen stelle ich z. B. das Verhalten bei Coronella laevis, wo eine Kopfschuppe, wie sie Leydig abbildet, eine grosse Anzahl solcher Organe besitzt, die besonders durch ihre spezielle Anordnung mir höchst interessant erscheinen. Es ist hier nämlich eine länger gestreckte Schuppe, welche nach hinten in eine stumpfe Spitze ausläuft, in welcher sich die beiden Seitenränder der Schuppe treffen. Nun bilden die Tastorgane jederseits längs des Seitenrandes eine Längsreihe von sieben Organen. Auf dieses Gebilde möchte ich bei der Beurteilung der Vogelfeder zurückkommen.

Ich halte das Vorhandensein von mehreren Organen in biserialer Anordnung, wie sie im einfachsten Zustande bei Hatteria, ferner angedeutet in der einfach paarigen Anordnung bei vielen Schlangen besteht, für den primitiven Befund. Diese Auffassung verlangt eine Deutung des Zustandes, wo ein einziges Organ auf einer Schuppe sitzt und da sind zwei Vorgänge auseinander zu halten. Erstens kann dieser Zustand eines einzigen Organes hervorgehen aus dem paarigen, in der Weise, dass eines der paarigen Organe nicht mehr gebildet, oder frühzeitig rückgebildet wird. Dann kommt der Befund zustande wie er auf Textfigur 13, S. 228 von Pelias berus auf der Schuppe links oben abgebildet ist.

Es besteht nur ein einziges Organ, das steht aber nicht auf der Mitte der Schuppe, sondern auf einer Seite von dem medianen Kiel. Tritt letzterer, wie dies bei vielen Reptilien, z. B. Anguis, der Fall ist, nicht mehr hervor, so kann solches Gebilde allmählich eine mediane Stellung einnehmen.

Das median angeordnete Gebilde braucht aber kein einfaches zu sein. Alle auf einer Schuppe befindlichen Gebilde stellen hinsichtlich dieser Anordnung eine Organgruppe dar. Nun sehen wir, dass bei Crocodilus zwar nur ein median angeordneter Flecken auf der Schuppe besteht. Die Untersuchung ergiebt aber, dass unter der Epidermis hier eine grössere Anzahl von Tastkörperchen liegen und daraus ergiebt sich der Schluss, dass wir in diesem scheinbar einheitlichen Gebilde doch ein Multiplum solcher Organe vor uns haben. Auch hieraus schliesse ich, dass eine Mehrheit von solchen Gebilden das primäre Verhalten darstellt, während die Reduktion auf ein einziges entweder durch fehlende Ausbildung oder frühzeitige Rückbildung der übrigen Organe auf einer Schuppe zustande kommt, oder dass eine Konzentration einer Gruppe von Organen in ein einheitliches Gebilde eingetreten ist. Ich füge aber ausdrücklich hinzu, dass ausser bei Crocodilus, ich nirgends Teilungsvorgänge an solchen Organen z. B. bei Hatteria oder Schlangen nachgewiesen habe.

Vögel.

Die Haut der Vögel ist charakterisiert durch das Federkleid. Die zwischen den Federn gelegene glatte Epidermis ist sehr zart und dünn, ebenso wie die darunter gelegene Lederhaut. Es fehlen in der Haut der Vögel jede Art von Drüsen. In diesem letzteren Punkte sind die Vögel in voller Übereinstimmung mit den Reptilien. Die Bürzeldrüse kann hier nicht in Frage kommen, sie ist eine Bildung eigener Art, die bei den Vögeln erst sich ausbildet und auch auf diese Tiergruppe beschränkt bleibt. Sie ist stammesgeschichtlich nicht aus Drüsenorganen niederer Tiere hervorgebildet worden. Es ist die jetzt allgemein angenommene und unbestrittene Thatsache, dass die Federn der Vögel homolog sind den Schuppen der Reptilien, dass die letzteren die morphologische Grundlage für diese Organe darstellen. Was bei den Reptilienschuppen angebahnt ist, wurde hier weitergebildet. Bei Reptilien spielen die im Korium gelegenen Hartschuppen

noch bei vielen Formen eine wichtige Rolle. Daneben nimmt aber die Epidermis durch starken Verhornungsprozess teil an der Schuppenbildung (Blindschleiche, Krokodil u. a.). Hier finden wir also Korium- und Epidermisschuppe nebeneinander. Bei anderen Reptilien ist die Koriumschuppe geschwunden und die Epidermis-Hornschuppe ist die allein ausgebildete. Die Koriumschuppe besteht noch als Rest (Lacerta) oder ist gänzlich geschwunden (Schlangen). Die ausschliessliche Hornschuppe ist der Ausgangspunkt für die Federbildung.

Die erste Anlage der Feder stimmt auch mit der Anlage der Reptilienschuppe völlig überein: sie ist eine flache Erhebung der Lederhaut, über welche die Epidermis glatt und unverändert wegzieht. Im weiteren Verlauf der Entwickelung erhebt sich die Papille der Federanlage und legt sich schräg nach hinten um, so dass man wie bei der Reptilienschuppenanlage eine obere und eine untere Fläche unterscheiden kann. Nun tritt auch an der überziehenden Epidermis eine Verschiedenheit auf, indem dieselbe an der oberen Fläche der noch schuppenartigen Federanlage stärker wuchert, wie an der unteren. War bisher die ganze Epidermis zweischichtig, aus einer basalen Lage Cylinder- oder kubischen Zellen und einer oberflächlichen Deckschicht aus abgeplatteten Zellen bestehend, so treten nun, während an der unteren Fläche der Federanlage dieser Zustand zunächst noch bestehen bleibt, auf der oberen Fläche dieses Gebildes durch Vermehrungsvorgänge an den Zellen der basalen Lage rundliche Zellen zwischen dieser und der Deckschicht auf. Die Oberhaut wird hierdurch an diesen Punkten mehrschichtig. Zugleich sind die basalen Zellen hier höhere Cylinderzellen als an der unteren Fläche. Von der Basis dieser Zellen gehen feine Fortsätze tief in das darunter gelegene Bindegewebe hinein. Diese verlaufen senkrecht in die Tiefe. Ferner sehen wir in das Bindegewebe der Federpapille starke Nerven aufsteigen. Ich führe dies alles, obwohl es längst bekannt und auch von mir schon unlängst betont wurde, noch einmal hier an, um zu zeigen, wie nicht nur im allgemeinen die Anlage einer Vogelfeder mit der Anlage einer Schuppe übereinstimmt, sondern wie auch in ganz speziellen Einzelheiten eine völlige Gleichheit besteht. Ich ziehe den Schluss daraus, dass die Papille der Federanlage nicht einfach ernährende Bedeutung für die sich nun bildende Feder besitzt, sondern dass sie in der Geschichte der Feder eine sehr bedeutsame Rolle spielt und diese auch bei der ersten Anlage voll zur Geltung bringt.

Aus der ersten Anlage bildet sich bekanntlich nicht sofort die bleibende Feder, sondern der Ausbildung der letzteren geht die Entwickelung einer Erstlingsdune voraus. An dieser treten Komplikationen auf, welche der Federbildung allein eigen, nicht an den Reptilienschuppen vorgebildet sind. Davies hat in seiner Abhandlung über die Entwickelung der Feder sechs Stadien zusammen-

gestellt, nach welchen sich die Entstehung der Dune sehr gut übersehen lässt: 1. Zuerst entsteht eine einfache Verdickung der Haut (daran ist Korium und Epidermis beteiligt). 2. Es bildet sich ein radiär-symmetrisches Höckerchen. 3. Dasselbe legt sich nach rückwärts um und seine hornigen Zellenlagen verdicken sich rings um die Spitze. 4. Die Spitze des nach rückwärts gerichteten Höckerchens läuft in einen kurzen, dicken, haarartigen Fortsatz aus. 5. Die Basis des Höckerchens sinkt mit der Koriumpapille in die Haut ein, darauf sitzt ein epidermoidales längeres haarartiges Gebilde, das aus einer festeren Rindenschicht und lockerem axialen Gewebe besteht. 6. Durch das Aufspringen der Wände (d. i. der oberflächlichsten Schicht) dieses letzteren Gebildes wird das umschlossene (epidermoidale) Gewebe frei und lässt, indem es sich in einzelne Stränge sondert, die primitive Dune entstehen.

Bis zum vierten Stadium stimmt diese erste Anlage der Feder ganz mit der Reptilienschuppe überein, denn der von der Spitze ausgehende Hornfaden ist ohne weiteres auf die Hornschuppe der Reptilienschuppe zu beziehen. Von da an geht die Dunenbildung ihre eigenen Wege, was einerseits in der Tieflagerung der Papille und des epidermoidalen Keimlagers, andererseits in der Zerteilung der Hornschuppe zu mehreren Fäden zu Tage tritt.

Wir wissen fernerhin, dass die bleibende Feder sich sehr rasch in unmittelbarem Anschluss an die Erstlingsdune entwickelt, und dass sie sich auf der gleichen Papille ausbildet. Es kommt dann bei dem nunmehr tief in die Lederhaut eingesenkten Federfollikel zur Ausbildung der mächtigen Hornfeder, welche eine basale Spule und den daraus sich fortsetzenden Federschaft mit der Fahne trägt. In betreff der Entwickelung dieses Gebildes ist hervorzuheben, dass es zuerst eingeschlossen in der hornigen Federscheide liegt und dann an deren Ende hervortretend, nachdem es die Scheide durchbrochen hat, zu freier Entfaltung kommt.

Bei dieser ganzen Entwickelung tritt hervor, dass die ersten Stadien vollkommen mit der Anlage der Reptilienschuppe übereinstimmen und in dem späten Zustande der ausgebildeten Feder besteht ebenfalls im Grundbau eine Gleichheit mit der Schuppenbildung. Der Zustand der Erstlingsdune, der dazwischen auftritt, verliert erstens hierdurch und zweitens durch die Thatsache an Bedeutung, dass er mit gar nichts anderem vergleichbar, von keinem Hautgebilde direkt ableitbar ist. Man ist somit berechtigt, dieses vorübergehende Gebilde als eine Anpassung an die Funktion bei Vögeln speziell ausgebildet und auf diese beschränkt aufzufassen.

Mir ist, abgesehen von dem Bau der Feder, besonders das Verhalten der Federscheide von Interesse. Bei der glatten Kutis kam es mir besonders auf

das Verhalten der Epidermisschichten und die Art des Verhornungsprozesses an, weil hier ähnliche Verhältnisse wie bei Reptilien zu erwarten sind, in Rücksicht auf das Fehlen eines Hautdrüsenapparates.

Befunde und Folgerungen.

Zur Untersuchung der glatten Kutis machte ich senkrechte Schnitte durch eine solche von vielen Formen. Zur Schilderung wähle ich: Sperling jung, gerade flügge geworden, Hühnchen embryonal, jung und ausgewachsen und ferner den Waldkauz und zwar ein älteres Individuum.

Entwickelung. Die Entwickelung der Haut zeigt beim Hühnchen ganz die gleichen Vorgänge, wie bei einem Eidechsenembryo. Zwischen den Papillen der Federanlagen besteht die Kutis aus Korium und Epidermis. Das Korium ist zuerst bei Hühnchen vom sechsten Bebrütungstage aus typischem embryonalem Bindegewebe (Schleimgewebe) zusammengesetzt. Die Grenze gegen die Epidermis ist ganz glatt, es bestehen ausser den Federpapillen keinerlei papillenförmige Erhebungen. Die Epidermis ist zweischichtig wie oben schon geschildert. Man unterscheidet basale Cylinderzellen und oberflächliche Deckzellen, jede in einfacher Lage.

Wenn die Federentwickelung so weit gediehen ist, dass man schon Hornspitzen an den schräg gerichteten Zotten sieht, so wird die Epidermis mehrschichtig, indem wieder zwischen basalen und Deckzellen glatte Elemente auftreten, welche von den basalen Cylinderzellen aus gebildet werden.

Die Epidermis erreicht sehr bald den Zustand, wie er auch später bleibt, wenigstens hinsichtlich der Schichtung. Sie wird bei diesen Formen nie sehr schichtenreich. Solange das Hühnchen im Ei ist, sind die Zellen sehr zahlreich und gross, es besteht immer eine deutliche Deckschicht aus einfacher Lage platter Zellen. Wenn der Vogel das Ei verlässt, so werden die Zellenkörper sehr klein unter dem austrocknenden Einfluss der Luft. Es tritt dann ein energischerer Verhornungsprozess auf, der aber doch nur einen geringen Grad erreicht. Es war mir von Interesse bei älteren Vögeln diesen Vorgang genau zu untersuchen. Von einem jungen Sperling, der schon in der ersten Mauser steht, habe ich einen senkrechten Schnitt durch die Haut der Brust zwischen den beiden ventralen Federfluren abgebildet. Hier erkennt man zunächst, dass die Schichtung eine einfache ist, es sind nicht mehrere Epidermisgenerationen übereinander ausgebildet wie bei Reptilien, sondern es ist hier der Verhornungsprozess ein fortwährend gleichmässig weiter gehender. Die periodischen stärkeren Hornausbildungen sind eben in den Federbildungen lokalisiert. Diese werden ja auch bekanntlich alljährlich abgeworfen und erneuert. Die glatte Epidermis zwischen den Federn wird nicht in einheitlichen Hornschichten abgestossen,

sondern es besteht ein fortwährender Abschilferungsprozess einzelner Hornschüppchen.

Fig. 4, Taf. VIII zeigt, dass die Epidermis aus einer basalen Lage grösserer kubischer, aber im ganzen unregelmässig gestalteter Zellen besteht. Diese Zellen haben alle kugelige Kerne. Auf diese Lage folgen sofort drei bis vier Lagen abgeplatteter Zellen, welche alle hell aussehen. Die zwei oberflächlichen dieser vier Lagen zeigen Zellen mit dicken Hüllen von dunkler Farbe und glänzend. Im Innern treten helle Körner um den abgeplatteten Kern auf. Es handelt sich hierbei um die Bildung eines peripheren Hornmantels um jede einzelne Zelle. Auf diese vier Zellenlagen folgt das Stratum corneum, aus 6—10 Lagen ganz verhornter Zellenschüppchen zusammengesetzt. In den tieferen Lagen der Hornschicht erkennt man noch hie und da einen Kern in den im übrigen verhornten Zellen, dieser geht aber dann gänzlich im Verhornungsprozess unter. Es ist eine wichtige Thatsache, dass hier beim Vogel der Verhornungsprozess in der glatten Haut ebenso wie bei Reptilien sich abspielt. An einer abgeplatteten plasmatischen Zelle bildet sich zuerst ein peripherer Hornmantel, central bleibt der Kern von hellen Körnern umgeben, bis auch diese mit dem Kern in der totalen Verhornung untergehen. Hervorzuheben ist noch, dass ein Oberhäutchen hier fehlt. Dies wird auch als Grund angegeben, warum die Abstossung eines ganzen Stratum corneum, wie bei Reptilien durch eine Häutung unterbleibt (Wolff). Jedenfalls ergiebt sich aus dem Abschilfern einzelner Zellen, dass die Hornplättchen im Stratum corneum nicht so innig ineinander gefügt sind wie bei Reptilien.

Den geschilderten Zustand der Vogelepidermis fand ich bei den angeführten untersuchten Formen ganz gleich.

Wenn ich die Federbildungen hier noch vornehme, so geschieht es speziell, um das Verhalten der Federscheide genauer zu untersuchen. Ich fertigte zu diesem Zwecke Längs- und Querschnitte durch die in der ersten Mauser des jungen Sperlings, dem auch Fig. 4 der Taf. VIII entlehnt ist, sich neu bildenden Federn an und gebe auf Taf. VIII, Fig. 10 den Querschnitt durch den Follikel einer Rückenfeder, der auch die Federpapille noch trifft. Feder.

Die Fahne dieser Feder hatte die Spitze der bläulichen hornigen Federscheide schon durchbrochen, stand etwa einen mm weit über dieselbe hervor und begann etwas sich auszubreiten.

Auf dem Querschnitt durch den Follikel erkennt man zu äusserst die bindegewebige Federbalgscheide, an welche sich die epitheliale Wurzelscheide der Feder anschliesst. Diese geht bekanntlich da, wo der Federfollikel die Oberfläche der Haut erreicht, kontinuierlich in die Epidermis über. Sie besteht demgemäss auch aus den Schichten der Epidermis, wie ich sie oben schilderte. Nach

aussen ist die basale Zellenlage, nach innen das Stratum corneum gerichtet. Das letztere begrenzt einen feinen Spaltraum, die Federtasche, die man als Homologon einer vertieften Schuppentasche betrachten muss. Innerhalb dieses Raumes liegt der Querschnitt der Feder mit ihrer Federscheide. Dieser Querschnitt erscheint drehrund, es wäre aber falsch, ihn darum für radiär-symmetrisch zu erklären. Vielmehr ist er bilateral-symmetrisch gebaut; er ist durch eine Ebene, die etwa der auf Taf. VIII, Fig. 10 gezogenen Punktlinie von s entspricht, die man sich durch den Querschnitt verlängert zu denken hat, in zwei spiegelbildlich gleiche Hälften geteilt.

Betrachten wir die auf dem Querschnitt sichtbaren Bestandteile des Federquerschnittes von innen nach aussen fortschreitend, so zeigt sich central die bindegewebige Federpapille (p). Sie besteht in ihrer Grundlage aus lockerem, faserarmem Bindegewebe mit spärlichen, verästelten Zellen. Ausserdem sind mächtige Blutgefässe und Nerven darin nachweisbar. Wenn man diese Papille der Reptilienschuppe vergleicht, so hat man darauf einen Epidermis-Überzug zu erwarten, der genau die Schichtungen der Oberhaut erkennen lässt. Es wird aber ausserdem eine Verschiedenheit der Epidermisausbildung an der oberen und unteren Schuppenfläche zu erwarten sein. Dies kommt thatsächlich am Federquerschnitt deutlich zum Ausdruck. Mit s ist der Teil der Oberfläche der Federpapille bezeichnet, welcher der oberen Schuppenfläche homolog ist; hier wird der Federschaft gebildet.

An der ganzen Oberfläche der Federpapille, welche auf dem Querschnitt durch die ganze Peripherie dieses centralen Teils gegeben ist, findet sich die basale Zellenlage der Epidermis. Von hier an bis zur Peripherie des Federquerschnitts, welcher die freie Oberfläche des die Feder- und Federscheidenanlage bildenden Teils der Epidermis darstellt, übersieht man die ganze Schichtung der Oberhaut im Bereich einer Federanlage. Das auf Taf. VIII, Fig. 10 wiedergegebene Stadium erscheint mir darum instruktiv, weil es zwischen dem einfachsten Zustand, in welchem ein gleichartiges, mehrschichtiges, embryonales Epithel die Federzotte überzieht und dem späteren Befund einer ganz verhornten Feder einen für die Beurteilung der Federgenese sehr wertvollen Mittelzustand darstellt. Durch die oberflächliche Deckschicht der Epidermis, welche einen Verhornungsprozess erleidet, wird das Gebilde in der Dicke fixiert und es wird, wenn innerhalb der tieferen Schichten der Oberhaut stärkere Wucherungserscheinungen auftreten, eine Dickenausdehnung behindert sein. Die Epidermis dringt dann in die bindegewebige Papille vor. Dies findet nicht gleichmässig statt, sondern am beträchtlichsten an dem die ebene Fläche der Papille deckenden Epithel. Dadurch springt dieser Teil als eine mächtige Längsleiste in das Papillengewebe vor (s). Auch an der übrigen

Cirkumferenz erfolgt diese Wucherung in der Weise, dass eine grosse Anzahl kleiner Längsleisten der Epidermis in das Papillenbindegewebe sich ausbilden. Darauf beruht die charakteristisch unregelmässig sternförmige Begrenzung der Papille auf dem Querschnitt. Betrachten wir die Schichtung der Epidermis selbst genauer, so finde ich in vorliegendem Stadium 2 Epidermisgenerationen vorgebildet. Die oberflächliche wird als Federscheide abgeworfen, die tiefe zeigt eine sehr massige Zellenvermehrung und liefert nach völliger Verhornung ihrer Elemente die Hornfeder, d. h. hier Federschaft und -Fahne. Die basale Zellenlage ist überall durch grosse kubische protoplasmatische Zellen dargestellt. Auf diese folgen sehr zahlreiche helle Zellen, welche auf dem Querschnitt viele Lagen von radiär gestellten ovalen Elementen darstellen. In den hellen Zellen treten feine starklichtbrechende Körner auf, an der Peripherie bildet sich eine dicke Membran von Hornsubstanz. Sie stellen demnach die Anlage eines Stratum corneum dar von grosser Mächtigkeit. Die Wachstumsrichtung dieser Elemente geht parallel der Längsachse der Federpapille. Man sieht sie demnach auf dem Follikelquerschnitt ebenfalls quer getroffen. Am Längsschnitt erkennt man diese Elemente als ganz langgestreckte Faserzellen. Auf dieses noch in Verhornung begriffene Stratum corneum folgt eine mehrschichtige Lage cirkulär angeordneter abgeplattete Körner enthaltender Zellen, auf welche dann ein ebenfalls aus mehreren Zellenlagen bestehendes ganz verhorntes Stratum corneum folgt. Wir haben also hier, wie gesagt, zwei Epidermisgenerationen übereinander, die sich von den gleichen Verhältnissen bei Reptilien nur durch das Fehlen eines Oberhäutchens unterscheiden.

Wenn man die Anlage dieser Feder an einem höheren Querschnitte untersucht, der über der Papille liegt, so findet man inmitten von s die Zellen zu grossblasigen Elementen ausgebildet, welche das Mark des Federschaftes bilden, darum findet sich eine dicke Hornschicht aus vielen cirkulär verlaufenden Zellenlagen bestehend, welchen die völlig verhornten Strahlen der Federfahne (st) ansitzen. Diese ganze Hornfeder ist umgeben von der Federscheide, welche aus gänzlich verhornten Zellen in sehr zahlreichen Lagen besteht.

Während in der Tiefe durch die oberflächliche Schicht verhornter Zellen der Federscheide, da wo die den Federschaft und die Fahne bildenden Zellen noch weiche Elemente sind, diese wuchernden Zellen zusammengehalten und zur Bildung von Faltungen gezwungen werden, sehen wir, dass die Federanlage gegen ihre Spitze zu, da wo diese die Feder selbst bildenden Zellen ganz verhornt sind, die sie zusammenpressende Hülle sprengt und hervorbricht. Es geschieht dies bekanntlich erst, nachdem die ganze Federanlage mit der Scheide weit über die freie Hautoberfläche emporgewachsen ist.

Es liegt mir gänzlich ferne in den geschilderten mechanischen Vorgängen den Grund der Komplikation im Bau dieses Organs in Vergleichung mit der Reptilienschuppe zu finden, oder auch in der stärkeren Wucherung der tieferen Epidermislagen den Grund für die Fahnenbildung der Feder zu erblicken. Da liegen naturgemäss durch Vererbung erworbene Bildungen vor. Aber diese beschränken sich nicht allein auf die Vögel, sondern es ist auch die Reptilienschuppe noch einmal genauer darauf hin zu prüfen, ob hier nicht Andeutungen solcher Einrichtungen bestehen, welche als die anatomische Grundlage für die Komplikationen im Bau der Feder aufgefasst werden müssen. Solche können dann in neuem Dienst einen Funktionswechsel erleiden und diesem folgend eine weitergehende Ausbildung erfahren.

Betrachten wir die gesamte Ausbildung der Feder, so finden wir, dass immer die erste Epidermisgeneration, welche die sich zur Federbildung entfaltende Hornschuppe überzieht, als Federscheide gänzlich verhornt, dann durchbrochen und abgeworfen wird. Die eigentliche Feder bildet die zweite Epidermisgeneration. Diese zeigt verschiedene Stadien, in welchen die Intensität des Verhornungsprozesses allmählich abnimmt. Zuerst wird der Teil der Feder gebildet, welcher die mächtigsten Hornmassen erkennen lässt, das ist die Fahne der Feder, bestehend aus dem achsialen Schaft und den meist zwei Zeilen von Hornplatten oder Fäden. Dann hören die Fäden der Fahne auf und es folgt der Schaft, und dieser geht endlich über in die Spule der Feder. Diese Teile bilden sich naturgemäss auch zeitlich nach einander. Die Masse des Federschaftes bildet sich hauptsächlich aus der o b e r e n Fläche der schräg liegenden Federpapille und ist nicht in ihrer ganzen Masse aus verhornten Zellenfasern zusammengesetzt, sondern solche bilden nur den oberflächlichen Belag des Schaftes und setzen dessen Fahne zusammen. Im Innern des Schaftes finden sich bekanntlich in dem Federmark grosse blasige Zellen, welche nur einen peripheren Mantel von Hornsubstanz besitzen, im Innern aber feine Körner enthalten, um den central oder leicht excentrisch angeordneten Kern. Diese Zellen sterben unter Eintrocknen völlig ab. Die Spule besteht aus ganz verhornten Zellen und wird zuletzt von der ganzen Oberfläche und der ganzen Peripherie der Federpapille gebildet.

Die Spitze der Papille ist stets von einer Epidermisschicht überzogen, deren basale Zellenlage aus protoplasmatischen Cylinderzellen besteht. Von diesen aus werden weiterhin in geringem Grade teils verhornende, teils eintrocknende Zellen gebildet, die im Innern des sonst hohlen und lufthaltigen Teils der Spule liegen als unregelmässig horizontal über einander gelegene Hornlamellen, die durch Lufträume von einander getrennt sind. In der Tiefe der Spule, welche

also in ihrem oberen Teile lufthaltig ist, findet sich die mächtige Federpapille, welche durch eine am unteren Ende befindliche kreisrunde Öffnung in die Spule eintritt. Diese Papille besteht wie in frühen Stadien aus Bindegewebe, das sehr saftreich, aber arm an Zellen und Fasern ist, dagegen mächtig entwickelte Blutgefässe und Nerven enthält und zwar markhaltige Nervenfasern.

Die Federscheide ist in diesem Zustand der fertig gebildeten Feder nach der gänzlichen Verhornung ihrer Elemente abgeworfen worden. Sie wächst nicht mit der Feder weiter, sondern ist für diese eine deckende erste Epidermisgeneration, die einem raschen Untergange verfällt. Die Feder hat bekanntlich ein beschränktes Wachstum. Auf der Höhe ihrer Ausbildung angelangt bleibt sie eine gewisse Zeit bestehen, um dann in der jährlich wiederkehrenden Mauser abgeworfen zu werden. Bei diesem Vorgang wird nur die Hornfeder abgeworfen, während die Papille bestehen bleibt, um die bindegewebige Grundlage für die Neubildung einer folgenden Feder darzustellen. Der darüber bestehende epitheliale Überzug bildet die epidermoidale Grundlage, die wieder zwei Generationen ausbildet, eine oberflächliche abortive, die als hornige Federscheide die darunter folgende zweite Epidermisgeneration überzieht. Letztere liefert wieder die geschilderten Teile der freien Hornfeder.

In dieser Art der Erneuerung der Federn liegt ein Vorgang, der in gewissem Sinne mit der Häutung der Reptilien vergleichbar ist. Erstens ist eine periodisch auftretende starke Hornproliferation von seiten der Epidermis vorhanden, welche besonders auf die Oberfläche von Papillen der Lederhaut, die den Schuppenpapillen der Reptilien vergleichbar sind, lokalisiert wird. Zweitens ist die einmal gebildete Federpapille, wie dort die Schuppenpapille eine bleibende Bildung, nur der oberflächlich verhornte Teil der Epidermis wird periodisch abgeworfen. Ungleich aber ist die Art der Schichtenbildung, in der verhornenden Epidermis. Bei Reptilien folgen sich, nachdem die embryonale Deckschicht einmal abgeworfen wurde, stets nur gleichwertige Epidermisgenerationen, während hier bei Vögeln jede neue Federbildung den embryonalen Vorgang in betreff der Epidermisverhornung insofern wiederholt, als stets zwei ungleichwertige Epidermisgenerationen gebildet werden, deren oberflächliche eine dünne Hornschicht, deren tiefe aber allein die Hornfeder hervorgehen lässt. Ferner fehlt bei der Federbildung eine dem Oberhäutchen der Reptilienepidermis entsprechende Bildung. Das letztere erklärt sich allerdings aus der Auffaserung der Federfahne, wodurch eine die glatte Oberfläche überziehende Zellenlage durchbrochen und zerstört werden muss.

Betrachten wir die Anordnung der Federn auf Kopf und Rumpf, so finden wir sie am Kopf gleichmässig verbreitet. Am Rumpf bilden sich dorsale

und ventrale Fluren aus. Dazu kommt die Befiederung der Extremitäten, wobei besonders die Reihen von Federn an der zum Flugorgan ausgebildeten Vorderextremität von Bedeutung sind. Endlich ist der Schwanz durch die Ausbildung der Steuerfedern ausgezeichnet. Wir finden nirgends eine Andeutung, dass Reihenordnung, welche etwa durch den Verlauf gewisser Nervenstämme verursacht ist, besteht. Es ist dies deshalb eigentlich zu erwarten, weil, wie gesagt, zu den Federpapillen mächtige markhaltige Nerven hin verlaufen. Am Rumpf bestehen bekanntlich Fluren, die man als dorsale und ventrale unterscheidet. Dorsal bestehen 3, von welchen einer unpaar längs der dorsalen Mittellinie, die beiden anderen in paariger Anordnung beiderseits von der Mittellinie nach hinten divergent verlaufen. Ventral finden sich nur 2 in paariger Anordnung gegen den Schwanz zu konvergierend. Die ventrale Mittellinie ist nackt.

Niemals besteht bei den Federn eine Gruppenstellung und niemals findet man, dass eine Vermehrung von Federbildungen durch Teilungen oder Sprossungen der Federfollikel zu stande kommt. Vielmehr ist die Anlage einer jeden Feder embryonal einzeln stehend und selbständig von andern, auch werden die Anlagen von allen Federn embryonal angelegt, es findet später keine Vermehrung mehr statt. Hierin gleichen die Federbildungen wieder völlig den Reptilienschuppen.

Eine bestimmte Anordnung gewisser Federn ist noch anzuführen, weil sie die Ableitung der Federn von Schuppen zweifelhaft machen könnte. Bekanntlich besitzen die meisten Vögel am Lauf (Tarsus, Metatarsus, Phalangen) Schuppenbildungen. Bei einigen Formen sitzen nun auf jeder dieser Schuppen Federn auf, z. B. bei Tauben befindet sich auf der Mitte einer jeden Schuppe eine Feder angeordnet. Diese Verhältnisse hat Davies schon abgebildet und dargestellt. Wie sind sie zu deuten? Dabei ist zuerst die Frage zu entscheiden, ob die Schuppen am Vogellauf ohne weiteres homolog sind Schuppenbildungen bei Reptilien. Sie können ebensogut völlige Neuerwerbungen der Vögel sein. Sie können aber auch durch Konkrescenz entstanden sein, sodass eine Vogellaufschuppe einer grösseren Zahl, einem Komplex von Reptilienschuppen homolog wäre. Von solchen wäre dann eine als Feder weiter differenziert worden.

Solche Verhältnisse sind bei Vögeln nur ganz selten und nur an besagter Körperstelle nachweisbar, man kann ihnen aber eine Bedeutung für die Beurteilung der phylogenetischen Beziehung zwischen Vogelfeder und Reptilienschuppe nicht absprechen. Vielleicht ist in einer der angedeuteten Auffassungen dieses Verhalten erklärt.

Es ist bekannt, dass bei Vögeln auch Haare und Borstenbildungen vorkommen und diese hat man mit gleichbenannten Gebilden bei Säugetieren verglichen. Solche finden sich verbreitet in der Umgebung des Nasenloches bei

vielen Vögeln, ferner finden sie sich bei Kasuaren und verwandten Formen auch am Körper. Ich verstehe nicht, wie man diese Gebilde mit Säugetierhaaren vergleichen kann. Hier handelt es sich um Federbildungen, welche nur die Fahne der Feder nicht ausgebildet zeigen. Es besteht die Federpapille mit allen ihren Teilen, darum ist die Spule entwickelt, die in einen spitz zulaufenden Schaft sich fortsetzt. Derselbe ist wie bei Federn im wesentlichen aus der oberen Fläche der schräg liegenden Federpapille durch Verhornung der hier liegenden Zellen gebildet. Auch die Bildung der hinfälligen Federscheide besteht hier, genau wie bei der wohl ausgebildeten Feder. Von vielen Seiten ist auch stets hervorgehoben worden, dass wir es hier mit in gewisser Beziehung rudimentären, im Grundplan ihres Baues aber doch echten Federgebilden zu thun haben.

Es bleibt endlich noch zu erwähnen, dass wir bekanntlich verschiedene Formen von Federn unterscheiden. Die Schwung-, Steuer- und Flaumfedern sind alle nach dem gleichen schon geschilderten Typus gebildet. Wir kennen aber auch, besonders bei Wasservögeln und Nachtraubvögeln Dunen, welche einen der Erstlingsdune ähnlichen Bau besitzen. Aber auch diese lassen eine Spule und einen Schaft unterscheiden, beide allerdings sehr kurz, und an der Spitze des Schaftes sitzt die Fahne, deren Fasern nicht in zwei Zeilen, sondern quirlständig angeordnet sind. Wenn hier demnach eine Modifikation in der Form besteht, so sind es doch echte Federbildungen, aus dem einfachen Grunde, weil der Schaft auch hier von der Epidermis an der oberen Fläche der Papille geliefert wird. Hierdurch wird die bilateral-symmetrische Form einer solchen Bildung gewahrt, die einen der Hauptzüge im Grundplane des Federbaues darstellt. Gerade diese stellt ja die Federn den Reptilienschuppen so nahe und trennt sie so entschieden von den Haarbildungen der Säugetiere.

Säugetiere.

Die Epidermis der Säugetiere ist sehr genau bekannt, sodass es kaum möglich erscheint, hier etwas Neues hinzuzufügen. So musste ich denn auch im wesentlichen das Bekannte benützen, um es mit den Verhältnissen bei niederen Wirbeltieren zu vergleichen. Vielleicht ergeben sich dabei doch andere Beziehungen, als sie seither gegolten haben.

Bekanntlich stellt die Oberhaut der Säugetiere ein mehrschichtiges Plattenepithel dar, an welchem man mehrere, meist deutlich unterscheidbare Schichten erkannt hat.

Zunächst ist in betreff der Basalfläche der Epidermis zu konstatieren, dass dieselbe an vielen Körperstellen ganz glatt erscheint. An andern Punkten bestehen Lederhautpapillen, die an bestimmten Stellen sehr regelmässig ausgebildet sind, oder es bestehen feine Leistchen der Lederhaut, welche auch an der freien Oberfläche der Oberhaut zum Ausdruck kommen, so z. B. auf der Vola manus, auf der Planta pedis, in der Umgebung der Mundöffnung.

Was die Gesamtdicke der Epidermis betrifft, so ist sie wieder bei den meisten Säugetieren an dem weitaus grössten Teile der Körperoberfläche eine sehr geringe. Es bestehen lange nicht soviele Zellenlagen, wie etwa in der Oberhaut eines Teleostiers im ausgewachsenen Zustande. Man hat auch hier zu unterscheiden ein Stratum profundum s. plasmaticum (Rete Malpighi) und ein Stratum superficiale s. corneum. Der Verhornungsprozess spielt sich hier anders ab, als bei niederen Wirbeltieren. Wir sahen, dass dort stets an der ganzen Oberfläche der Zelle, d. h. in der Ausdehnung einer die gesamte Zelle umhüllenden Membran, die Hornsubstanz als homogene Schicht auftritt. Im Inneren dieser die ganze Zelle umhüllenden Hornkutikula findet sich noch unverändertes Plasma mit dem Kern. Bei wasserlebenden Tieren behalten die Zellen im Inneren lebendes Plasma mit dem Kern auch bis zur oberflächlichsten Zellenlage und der Verhornungsprozess ist demnach kein so intensiver, dass die ganze Zelle bei diesem Vorgange abstürbe. Auch sehen wir, wie das Stratum corneum allmählich aus dem Strat. plasmaticum sich bildet. Anders bei Säugetieren. In der Regel ist die Grenze zwischen Strat. plasmat. und corneum eine scharfe, aber zwischen beide sind ebenso scharf begrenzte Zellenlagen eingeschaltet, welche aus noch unvollkommen verhornten Zellen bestehen. Diese stellen das Strat. granulosum und lucidum dar. Die beiden letzteren Lagen sind aber durchaus nicht immer vorhanden und nicht an allen Körperstellen.

Wenn sie bestehen, so zeigt mithin die Oberhaut vier unterscheidbare Schichten: 1. die tiefe plasmatische Schicht, aus einer basalen Cylinderzellenlage und darüber mehreren Lagen plasmatischer kubischer Zellen bestehend. 2. Darauf folgt eine Schicht, welche aus 2—4 Zellenlagen besteht, in deren Plasmakörper zahlreiche stark lichtbrechende Körner auftreten, das Keratohyalin. Diese Körner leiten den Verhornungsprozess ein. Die Kerne bleiben dabei unverändert. 3. Auf diese Schicht folgt als Stratum lucidum eine der zwei Lagen von Zellen, welche sehr stark lichtbrechende Zellenkörper besitzen und den Kern noch erkennen lassen. Die Zellenkörper sind ganz homogen geworden. Daran

schliesst sich dann 4. das eigentliche Stratum corneum, welches aus 4—12 Lagen platter Schüppchen besteht, die im Innern nur den Rest eines abgestorbenen Kernes besitzen, der nicht mehr tingibel ist.

Solche Schichtung findet sich besonders schön auf der Vola manus und Planta pedis bei allen Säugetieren. An der Haut des Bauches oder Rückens sind durchaus nicht immer die vier Schichten zu erkennen, vielmehr schliesst sich da meist das Stratum corneum, das etwa aus 3—4 Zellenlagen besteht, an das Stratum plasmaticum, das ebensoviele Zellenlagen aufweist, an. Dies weist darauf hin, dass in der Epidermis der Verhornungsprozess keineswegs überall gleichmässig fortdauernd auftritt. Vielmehr findet er sich nur an jenen Stellen, die wie Hand- und Fusssohle stets durch den unmittelbaren Gebrauch eine starke Abnutzung der Oberhaut erleiden. Hier muss jederzeit Ersatz geschafft werden. An andern Körperstellen bleibt ein dünnes Stratum corneum lange erhalten und es sistiert während seines Bestehens der Verhornungsprozess, er tritt nur von Zeit zu Zeit, d. h. periodisch auf.

Bei dem Verhornungsprozess der Säugetierepidermis kommt es in der Schicht des Stratum granulosum zur Bildung feiner Körnungen, welche, von Ranvier wohl zuerst beschrieben, allmählich eine grosse Litteratur verursacht haben. Es sind dies die Körner, welche man ursprünglich für gleichwertig hielt und als Eleidin bezeichnete. Man hat nun bald gefunden, dass hier Körner zweierlei Art auftreten, die nicht nur chemisch different sind, sondern auch in ihrer Anordnung in der Epidermis völlig verschieden sind. Die eine Art der Körner tritt in den Intercellularlücken auf und hat eine schmierig-fettige Beschaffenheit. Sie stellt das Eleidin dar. Andere Körnungen treten im Inneren der Plasmakörper der Epidermisschicht des Stratum granulosum auf, diese sind von Waldeyer als Keratohyalin bezeichnet worden. Diese beiden Körnungen zeigen gegenüber Farbstoffen ein ungleiches Verhalten und erweisen dadurch auch ihre chemische Verschiedenheit. Man findet diese Stoffe keineswegs immer in der Epidermis der Säugetiere, vor allem nicht an allen Stellen. Dabei sehe ich natürlich von Fehlern der Konservierung ab. Man muss die Haut, um diese Verhältnisse zu prüfen, möglichst frisch untersuchen und rasch konservieren. Die Objekte dürfen nicht lange Zeit in Alkohol liegen, sonst findet man nichts mehr von Eleidin oder Keratohyalin. Wenn man aber Haut 2—3 Tage, nachdem man sie einem Tier, z. B. einem Hunde entnommen und in Alkohol gehärtet hat, untersucht, so findet man an Hautstellen, wo eine intensive Abnützung des Stratum corneum besteht und infolge dessen auch ein fortwährender reichlicher Ersatz aus der Tiefe stattfindet, immer, sowohl intercelluläres Eleidin, als auch intracelluläres Keratohyalin in einem aus mehreren Zellenlagen bestehenden Stratum

granulosum. Dies zeigt sich z. B. an den Zehenballen der vier Extremitäten. Man pflegt aber diese Hautstellen viel zu sehr zu bevorzugen bei Untersuchungen und die da bestehenden Befunde auf die allgemeine Haut zu übertragen. Das hat keine Berechtigung. Wenn man vom gleichen Hunde, von welchem man an den Fussballen die geschilderten Zustände erhält, Haut vom Rücken oder Bauch nimmt, nachdem man die Haare vorsichtig abgeschnitten hat und diese Haut genau ebenso behandelt und untersucht, wie jene, so findet man oft einen ganz anderen Zustand der Oberhaut. Zunächst fehlen meist Lederhautpapillen, oder sie sind wenigstens äusserst spärlich an der behaarten Haut zwischen den Haaren nachweisbar. Wo sie bestehen, bilden sie die bekannten fingerförmigen Erhebungen des Corium in die Epidermis hinein, die grosse Ähnlichkeit mit den bei Cryptobranchus geschilderten und auf Taf. VI, Fig. 4 abgebildeten Papillen haben. Die Epidermis zeigt eine sehr kleine Anzahl von Zellenlagen. Über der basalen Zellenlage, welche oft nicht cylindrische, sondern kubische oder selbst platte Elemente besitzt, bestehen etwa noch eine oder zwei Lagen plasmatischer Zellen, auf diese folgt dann direkt das aus 4—5 Lagen gänzlich verhornter, häufig, aber nicht immer kernloser Zellen bestehende Stratum corneum. Von einem Stratum granulosum und lucidum ist keine Rede und es fehlt auch jede Spur von Eleidin oder Keratohyalin. Dies darf nicht zur Vorstellung verleiten, dass hier der Verhornungsprozess in einer anderen als in der bekannten Weise sich abspiele. Vielmehr wird dies widerlegt durch eine andere Thatsache: Man findet nämlich zuweilen auch an der Rücken- und Bauchhaut über dem Stratum plasmaticum ein Stratum granulosum und lucidum und findet in und zwischen deren Zellen Keratohyalin und Eleidin. Das ist nur so zu erklären, dass der Verhornungsprozess nicht kontinuierlich gleichmässig in der Oberhaut stattfindet, sondern dass gewisse Ruhezeiten bestehen, in welchen der Prozess stillsteht. Dann beginnt er wieder. Es ist also eine gewisse Periodizität im Verhornungsprozess der glatten Haut erkennbar. Ich vermag aber nicht anzugeben, ob das an gewisse Jahreszeiten gebunden ist, oder ob andere Momente hier mitsprechen. Jedenfalls sind aber die Zehenballen hiervon ausgenommen, dort findet der Verhornungsprozess jederzeit sehr reichlich statt.

Ich möchte noch einmal hervorheben, dass die Art der Verhornung bei Säugetieren in der glatten Oberhaut, wie sie an den einzelnen Zellen sich abspielt, völlig verschieden ist von diesem Vorgange, wie er sich bei Reptilien und bei Vögeln abspielt. Die letzteren verhielten sich dagegen den Reptilien ganz gleich. Hier entsteht immer zuerst ein peripherer Hornmantel in der Zelle und der Prozess schreitet nach dem Centrum fort. Bei Säugetieren ergreift er bald nach dem Auftreten des Eleidin und Keratohyalin den ganzen Zellkörper.

Darin steht der Prozess näher dem Verhornungsvorgang an den Epidermiszellen der Amphibien.

Von Epidermoidalorganen sind für die Säugetierhaut charakteristisch die Haare und die Hautdrüsen. Diese Organe kommen allen Säugetieren ganz allgemein zu, denn wo sie fehlen, findet man stets ihre Rudimente noch, die Kahlheit oder Drüsenlosigkeit stellt somit immer einen sekundären Zustand dar. Ferner sind die nur in wenigen Gruppen bestehenden Schuppenbildungen anzuführen. In betreff der Haare ist getrennt zu betrachten: 1. der Bau des Einzelorgans, 2. die topographische Verbreitung auf dem Körper und 3. der Haarwechsel. Über den Bau der Haare besteht eine ungemein reiche Litteratur und über die Verbreitung und den Haarwechsel sind auch in den letzten Jahren genaue Untersuchungen ausgeführt worden. Epidermoidalorgane. Haare.

Bau des Einzelorgans: Wir unterscheiden einen Haarschaft und einen Haarfollikel. Der Haarschaft stellt in der Regel einen sehr langen, meist drehrunden Faden dar, welcher aus verhornten Zellen besteht. Man hat an ihm Rinde und Mark zu unterscheiden, wozu noch das an der Oberfläche ausgebildete Oberhäutchen kommt. Als speziell anders gebaute Haare sind die Haarschäfte bei Ornithorhynchus als abgeplattete Gebilde, ferner diejenigen von vielen Edentaten zu erwähnen. Die Stachelbildungen von Erinaceus, Echiden, Cercolabinen und Hystrichinen stellen nur voluminös entwickelte Einzelhaare dar. Bau des Einzelorganes.

Die Rindensubstanz besteht aus langen, spindelförmigen, dicht zusammengelagerten verhornten Zellen, in welchen der Verhornungsprozess so vollständig die ganze Zelle ergriffen hat, dass vom Kern nichts mehr nachweisbar ist. Das Mark besteht aus meist kugeligen, nicht völlig verhornten Zellen, deren Plasmareste mit dem Kern abgestorben und eingetrocknet sind. Es ist nicht immer vorhanden. Das Oberhäutchen des freien Haares setzt sich aus kleinen, völlig verhornten Schüppchen zusammen, deren jedes aus einer Zelle hervorgeht. Dieselben sind dachziegelartig übereinander gelagert, so dass sie mit ihren freien, abgerundeten oder zugespitzten Rändern gegen die freie Spitze des Haares gerichtet sind.

In Bezug auf die relative Dicke der Rinde, des Marks und des Oberhäutchens walten die grössten Verschiedenheiten. Ich brauche hier nur an die Stichelhaare, Wollhaare, Tasthaare und Stacheln zu erinnern.

Der Haarschaft sitzt tief in der Lederhaut, in dem Teil, welchen man als Haarfollikel bezeichnet. Der Haarfollikel lässt einen bindegewebigen und einen epithelialen Teil unterscheiden. Der letztere bildet den wesentlichen Bestandteil, insofern er den Haarschaft hervorgehen lässt. Er zeigt auch den kompliziertesten Bau. Zwischen beiden besteht eine dünne, homogene, sehr resistente Mem-

bran, welcher die morphologische Bedeutung einer Basalmembran des Epithels zukommt.

Am Grund des Follikels erhebt sich die kleine, meist spitz auslaufende Haarpapille.

Der epitheliale Teil des Haar-Follikes kompliziert durch die Talgdrüsen, welche an einem bestimmten Punkte nahe der freien Oberfläche in denselben münden, bildet die Wurzelscheiden, die man als äussere und innere unterschieden hat. Die äussere, die eigentliche Wurzelscheide, geht an der Oberfläche in die freie Oberhaut kontinuierlich über. Sie lässt die Schichten der Oberhaut erkennen, doch ist die Hornschicht meist nur durch eine oder zwei Zellenlagen dargestellt. In der Tiefe werden die Zellen abgeplattet und diese Scheide besteht in der Gegend der Papille nur aus 1—2 Zellenlagen. Die innere Wurzelscheide oder eigentliche Haarscheide steht in der Tiefe des Follikels in der Circumferenz der Basis der Papille mit der äusseren Wurzelscheide in Verbindung, indem sie in der Falte in diese umschlägt. Im übrigen sind Haar- und Wurzelscheide scharf getrennt. Die Haarscheide hört mit freiem, oft unregelmässigen Rande unmittelbar unter der Talgdrüsenmündung auf. Sie besteht ganz in der Tiefe aus gleichartig rundlichen Zellen; daran schliesst sich die längste Strecke, in welcher sie zwei Schichten unterscheiden lässt: eine äussere, aus verhornten Zellen bestehende (Henle'sche Schicht) und eine innere, aus körnchenreichen Zellen (Huxley'sche Schicht) zusammengesetzt. Gegen ihren oberen freien Rand zu erleiden auch die inneren Zellen eine völlige Verhornung, so dass dann die Haarscheide wieder aus gleichartigen Elementen besteht. Innerhalb der Haarscheide befindet sich der Haarschaft, welcher im Follikel schon die gleichen Teile unterscheiden lässt, wie das freie Haar.

Der Schaft bildet sich in der Tiefe des Follikels aus den Zellen, welche gerade über der Haarpapille sich finden. Hier in der Tiefe bestehen regelmässig kugelige Zellen mit kugeligen Kernen, nur direkt auf der Papille findet man meist eine einfache Cylinderzellenschicht, welche an der Circumferenz der Papillenbasis in die äussere Wurzelscheide umbiegt. Aus den der ganzen Oberfläche der Papille aufsitzenden Zellen, deren Plasmakörper in der Regel reichlich mit Pigmentkörnern erfüllt sind, formiert sich gegen die freie Oberfläche zu der Haarschaft und die Haarscheide. Über der Spitze der Papille bildet sich das Mark, in welches die Papille oft hoch hinauf ausgezogen ist. Der Inhalt der Markzellen in der Tiefe ist häufig ein körniger, ähnlich dem Keratohyalin. Darum bildet sich der Haarschaft, indem die rundlichen, in der Tiefe angeordneten Zellen eine Spindelform annehmen und sich in Massen aneinander schliessen. In diesen Zellen findet ein eigenartiger Verhornungsprozess statt, insofern im

Protoplasmakörper eine grosse Anzahl parallel angeordneter Hornfibrillen differenziert werden, welche den Kern dicht umschliessen. Diese Fibrillen verbinden sich und der Kern geht ebenfalls in dem Verhornungsprozesse auf, so dass eine Zelle ein Hornfaserbündel darstellt, das häufig Pigment enthält. Diese aus Zellen durch völlige Verhornung hervorgegangenen Fasern sind so fest miteinander zur Rinde des Haares vereinigt, dass eine Isolierung derselben selbst durch Kochen mit starker Alkalilösung kaum gelingt.

Dem Schaft sitzt das Oberhäutchen auf. Dasselbe entsteht ebenfalls aus den kugeligen Zellen über der Papille. Man kann die dasselbe bildenden Zellen meist um die ganze Circumferenz der Papille, etwa in der Mitte von deren Höhe erkennen. Hier werden sie erst hoch cylindrisch, besitzen einen kugeligen, kleinen Kern und glashellen Plasmakörper, und sind horizontal gelagert. Dann nehmen sie eine schräg von der Längsachse des Haarschaftes nach oben abweichende Schräglagerung an und decken sich gegenseitig dachziegelartig. Sie verhornen sehr rasch vollständig, so dass schon im unteren Drittel des Follikels in ihnen kein Kern mehr nachweisbar ist. Weiter oben bilden sie dann die Schüppchen genau so, wie dieselben am freien Haarschaft bestehen. An die Zellen des Oberhäutchens schliessen sich nicht unmittelbar die Zellen der Haarscheide an, sondern man findet in der Tiefe, da wo die Zellen des Oberhäutchens horizontal gelagerte Cylinderzellen sind, diesen angeschlossen eine regelmässige Schicht sehr kleiner kugeliger Zellen, welche sich von den anderen Zellen durch geringere Grösse und dunkle Färbung des Kerns auszeichnen. Dieselben verhornen ebenso rasch wie die Zellen des Oberhäutchens und ebenso vollkommen. Sie schieben sich unter die freien oberen Ränder der Oberhäutchenzellen, so dass man sie in der oberen Hälfte des in der Haarscheide steckenden Haarschaftes gar nicht erkennen kann. Sie werden aber deutlich über dem freien Rande der Haarscheide, wo sie sich von den Zellen des Oberhäutchens ablösen und als minimale Hornschüppchen denselben lose ansitzen, um dann ganz abzufallen. Man hat diese Zellen mit Recht dem Oberhäutchen zugerechnet, das demnach zwei Zellenlagen besitzt, von welchen indes nur die eine dem freien Haarschafte angeschlossen bleibt, während die äussere abgeworfen wird.

Von dem zweiten bindegewebigen Bestandteil des Haarfollikels ist die Papille am Grunde der wichtigste. Dieselbe kommt jedem jungen Haare zu. Sie hat eine zwiebelförmige Gestalt, ist in der Regel klein und in das Haarmark hinein spitz ausgezogen. Sie besteht aus lockerem, faserigem Bindegewebe mit wenigen Bindegewebszellen und zeigt in ihrem Inneren eine meist sehr kompliziert gebaute Blutkapillarschlinge. Nerven sind in ihr, ausser feinen

sympathischen Fasern, die zu den Blutgefässen der Papille verlaufen, nicht nachweisbar. Daraus ergiebt sich als Bedeutung der Papille eine ausschliesslich ernährende für das wachsende Haar, insofern gerade über der Papille die Bildungszellen für den Haarschaft angeordnet sind.

An ihrer Basis hängt das Gewebe der Haarpapille direkt mit dem angrenzenden Bindegewebe der Lederhaut zusammen. Die letztere bildet, indem sie zu dem epithelialen Teile des Haarfollikels in direkte Beziehung tritt, die Haarbalgscheiden. Dieselben sind gegen den epithelialen Teil, d. h. die äussere Wurzelscheide abgegrenzt durch die sogenannte Glashaut, eine strukturlose resistente Membran, welcher wie gesagt die morphologische Bedeutung einer Basalmembran des Epithels zukommt.

Die bindegewebige Haarbalgscheide selbst, welche sich an die Glashaut unmittelbar anschliesst, lässt in der Regel wieder zwei Schichten unterscheiden, eine innere aus cirkulär verlaufenden Fasern bestehende und eine äussere, deren Fibrillenbündel eine Längsanordnung erkennen lassen. Die letzteren setzen sich über den Haarfollikel hinaus fort, indem sie senkrecht das Unterhautbindegewebe in Form cylindrischer Stränge durchsetzen.

Die Haarbalgscheiden bilden somit eine feste schützende Hülle um den epithelialen Teil des Haarfollikels, sie dienen ferner zur Insertion der Arrectores pilorum und endlich findet in derselben die Auflösung der Nerven des Haares statt. Die zum Haar verlaufenden Nerven sind zweierlei Art: 1. Fasern welche der Länge nach am Follikel in die Höhe laufen und am Hals des Follikels oberhalb der Talgdrüse einen ringförmig denselben umgreifenden Plexus bilden und 2. Fasern, welche überall zum Follikel in seiner ganzen Länge hintreten und in das Epithel der äusseren Wurzelscheide sich fortsetzen, wo sie ebenso endigen wie die sensiblen Nerven in der freien Epidermis.

Im Vorstehenden habe ich eine kurze Schilderung vom Bau eines Säugetierhaares gegeben, wie es in den meisten Fällen sich darstellt, zur Zeit wo ein Haar auf der Höhe seiner Entwickelung steht. Einer speziellen Einrichtung bleibt noch zu gedenken, welche einer Form von Haaren die Bezeichnung: „Sinushaare“ hat geben lassen. Als solche sind die Tasthaare, Schnurrhaare an der Oberlippe, und wo sonst solche vorkommen, entwickelt. Es handelt sich hierbei um eine Komplikation, welche nur die Haarbalgscheiden betrifft, insofern in diesen in jugendlichen Zuständen ein sehr reichliches Kapillarnetz zur Ausbildung kommt. Indem die Lumina der Kapillaren sich erweitern und eine teilweise Einschmelzung der Wandung eintritt, entwickelen sich daraus weite, von unregelmässigen Scheidewänden und Bindegewebssträngen durchsetzte, blutführende Räume, Blutsinusbildungen, welche in sehr weiter Ausdehnung die Haarfollikel umhüllen.

Haarwechsel.

Ein jedes Haar besteht nur kurze Zeit, um dann eine Rückbildung zu erleiden und durch ein neu sich bildendes ersetzt zu werden. Die sich dabei abspielenden Vorgänge, welche den Haarwechsel charakterisieren, beeinflussen naturgemäss die Verhältnisse, wie sie am Follikel bestehen. Das wesentliche hierbei ist der Schwund der Papille, worauf ein Stillstand im Längenwachstum des Haarschafts eintritt. Mit der Papille erleidet die Blutkapillarschlinge eine Rückbildung, und hierdurch wird den über der Papille gelegenen Matrixzellen des Haarschaftes die für ihre Vermehrung unerlässliche Ernährung entzogen. Es bildet sich dann nach einiger Zeit vom Grunde des nunmehr am unteren Ende einfach abgerundeten Follikels ein neuer Epithelzapfen, welcher in die Tiefe rückend die Anlage eines neuen Haares vorbereitet.

Bei vielen Säugetieren besteht ein periodisch regelmässiger Haarwechsel, besonders bei solchen, welche infolge der klimatischen Verhältnisse eines besonderen Sommer- und Winterpelzes bedürfen. Hier findet im Frühjahr wie im Herbst ein regelmässig wiederkehrender Haarwechsel statt.

Abgesehen vom Schwund der Papille stellt sich auch eine Veränderung der Haarscheide ein, welche, indem sie von unten her keinen neuen Zuwachs von Zellen erhält, ihre Elemente alle verhornen lässt und dann aus gleichartigen Hornschüppchen besteht, sodass eine Henle'sche und Huxley'sche Schicht nicht mehr unterscheidbar ist. Ebenso sehen wir, dass alle Zellen des Haarschaftes bis in die Tiefe vollkommen verhornen, sodass der Schaft in der Tiefe in einem Kolben endigt, dessen Zellen besenartig ausstrahlend zuerst auf dem Grund des Follikels aufsitzen. Diese sogenannten Kolbenhaare rücken allmählich in die Höhe, indem am Grunde eben eine neue Haaranlage zur Ausbildung kommt, welche das alte Haar verdrängt. Das alte Haar wird nicht sofort abgestossen, sondern bleibt noch längere Zeit im Follikel stecken, weil es am engen Follikelhals ein Hindernis findet, durch welches der dicke Haarkolben zunächst nicht hindurchtreten kann. Der letztere ist dann fest in die äussere Haarscheide eingelassen.

Mit dem Haarwechsel ist ein Farbenwechsel häufig verknüpft. Es treten dabei Verschiedenheiten in der Bildung des Pigments auf, das bei winterweissen Tieren z. B. ganz fehlt (Schwalbe).

Anordnung der Haare.

In betreff der Anordnung der Haare ist erstens zu konstatieren, dass das Haarkleid mit Ausnahme der Schuppentiere und Pachydermen, bei welchen es rudimentär geworden ist, dem ganzen Körper zukommt, mit Ausnahme der Sohlenflächen der Extremitäten und der äusseren Nase. Die Haare sind teils einzeln gestellt, teils bilden sie Gruppen. Einzeln stehende Haare kommen allen Säugetieren zu. Solche sind z. B. die grossen Sinushaare am Kopf. Hier bilden sie regelmässige Reihen, welche dem Verlauf der Trigeminusäste entsprechen. Die

Cilien bilden ferner solche einzeln gestellte Haare. Am Körper sind sie bald einzeln stehend, meist lassen sie aber eine Gruppenstellung erkennen. Die Haargruppen sind teils wieder aus nebeneinandergestellten Einzelhaaren gebildet, oder aus Haarbündeln, die man als echte und unechte unterschieden hat. Bei echten Büschelhaaren treten die einzelnen Haarschäfte einer Gruppe alle aus einer gemeinsamen Follikelöffnung hervor. Bei solchen teilt sich der Stammfollikel erst in der Tiefe in eine der Zahl der den Büschel zusammensetzenden Haare entsprechende Anzahl von kleinen Follikeln, deren jedes am Grund seine Papille besitzt. Bei unechten Bündeln tritt jedes Haar aus einer selbständigen Öffnung hervor.

Den einfachsten Zustand bildet eine Haargruppe aus drei Haaren bestehend: einem Mittel- und zwei Nebenhaaren. Letztere allein oder alle drei können später zu Büscheln auswachsen (de Meijere).

Entwickelung der Haare.

Die Entwickelung der Haare stellt sich so dar, dass die echte Anlage durch eine Epithelknospe gebildet wird, welche durch lokal cirkumskripte Vermehrung der basalen Epidermiszellen entsteht. In dem Stadium, in welchem die ersten Haaranlagen auftreten, zeigt die Epidermis nur 2 oder 3 Zellenlagen. Die Haaranlage selbst besteht in der Regel zuerst aus einer einzigen Lage hoher Cylinderzellen, welche eine meilerförmige Anordnung zeigen und über dieselben zieht die aus platten Zellen bestehende oberflächliche Deckschicht der Epidermis ununterbrochen weg. Wenn diese erste epithelial-knospenförmige Anlage des Haares gebildet ist, treten unmittelbar darunter im Bindegewebe einige dicht zusammengelagerte Zellen auf, die Anlage des späteren Haarbalges. Die Knospe ist der Ausgangspunkt einer Haarfollikelbildung, insofern die Zellen, welche sie zusammensetzen, sich reichlich vermehren und einen in die Tiefe wachsenden Epidermiszapfen bilden. Im Grunde dieses Zapfens liegen stets hohe Cylinderzellen; im übrigen setzt sich seine Masse aus vielen kleinen runden Zellen zusammen. Erst nachdem dieser Zapfen, eine beträchtliche Länge erreicht hat bildet sich an seinem Grund eine Papille und damit beginnt dann eine Vermehrung der Zellen über der Papille, deren Produkte die Tendenz zeigen nach oben zu rücken, nicht noch weiter in die Tiefe zu wachsen. Es formiert sich die knospenförmige Anlage des ersten Haarschaftes über der Papille. Derselbe wächst inmitten des Follikels, die den letzteren zusammensetzenden rundlichen Zellen durchbrechend in die Höhe und während diese die äussere Wurzelscheide bilden, liefert der in die Höhe wachsende Teil ausser dem Haarschaft auch die innere Wurzelscheide. Der zuerst verhornende Teil sind die Zellen, welche die Rinde des Haarschaftes darstellen. Über die Art und Weise, wie sich die Nerven des Haarbalges entwickeln, ist nichts Genaueres bekannt.

Die Drüsen der Säugetierhaut sind bekanntlich zweierlei Art: Schweissdrüsen und Talgdrüsen. Erstere stellen tubulöse Drüsen dar, welche durch das starke terminale Wachstum des Schlauchs zu Knäueldrüsen werden. Sie bestehen aus einer Lage cylindrischer oder kubischer Drüsenzellen, um welche eine einfache Lage spärlich längsverlaufende glatte Muskelzellen angelagert sind. Um letztere folgt eine Tunica propria und um diese ist die bindegewebige Scheide entwickelt. Haut-drüsen.

Diese Schlauchdrüsen sind sehr mannigfaltig ausgebildet und liefern ein sehr verschiedenes Sekret. Sie stellen oft mächtige Schläuche dar, die nur wenig geschlängelt sind, besitzen dann ein sehr weites Lumen und die Drüsenzellen sind grosse kubische Elemente mit grossem körnigen Plasmakörper und kleinem, kugeligen, central angeordneten Kern. Solche Drüsen finden sich z. B. bei Ornithorhynchus, bei Karnivoren, Kamel, Rhinoceros u. a.

Sehr wichtig erscheint ferner die von Gegenbaur in ihrer Bedeutung hervorgehobene Thatsache, dass bei Echidna die tubulösen Hautdrüsen es sind, welche die Milchdrüsen hervorgehen lassen, und nicht wie bei höheren Formen die Talgdrüsen. Die tubulösen Hautdrüsen kommen selbständig angeordnet vor, in vielen Fällen stehen sie aber in Beziehung zu Haarbälgen. Diese Beziehung ist als eine sekundäre aufzufassen. Wenn Haare und tubulöse Drüsen nebeneinander in der Haut stehen, so werden sich hier Beziehungen entwickeln können, die nicht auf einer phylogenetischen Zusammengehörigkeit beider Organe zu beruhen brauchen.

Die andern als Talgdrüsen bezeichnete Form von Drüsen in der Oberhaut der Säugetiere kommt nicht selbständig vor, sondern ist an das Vorhandensein von Haarbälgen geknüpft. Sie bilden sich aus Bezirken der äusseren Wurzelscheide, die dicht unter der freien Oberfläche liegen. Sie stellen ihrem Bau nach alveoläre Drüsen dar, die in ihrem ganzen Lumen mit grossen, Sekret enthaltenden Zellen erfüllt sind. Sie entbehren eines Beleges glatter Muskelzellen. Hier treten die Arrectores pilorum ein, welche bei ihrer Kontraktion einen Druck auf die Talgdrüsen ausüben und somit deren Entleerung bewirken können. Die Talgdrüsen sind um die Haarbälge ringförmig angeordnet, so dass stets mehrere in den Haarbalg ausmünden. Nicht alle Haare besitzen Talgdrüsen. Letztere kommen in sehr reichlich entwickeltem, ebenso wie in ganz rudimentärem Zustande vor, und bei vielen Haar- und Stachelgebilden fehlen sie ganz.

Für den Bau und die Organe der Oberhaut bei Säugetieren ergeben sich eine grosse Reihe von Fragen, welche die Beziehung dieses Organsystems zu den Verhältnissen bei niederen Wirbeltieren betreffen.

Betrachten wir zunächst die glatte Epidermis, so fragt sich, ob wirklich hier im Gegensatz zu wasserlebenden Tieren und ebenso zu nieder stehenden luftlebenden Wirbeltieren Unterschiede in der Ausbildung der Schichten quantitativ wie qualitativ bestehen.

Mit inbegriffen ist hier die Verschiedenheit des Verhornungsprozesses.

Die zweite Frage betrifft die Haare. Sie stellen für die Gruppe der Säugetiere charakteristische Gebilde dar. Lässt sich aus ihrem Bau und ihrer Entwickelung sowie aus ihrer Verteilung auf dem Körper ihre phylogenetische Entstehung erklären? Haben sie sich von vornherein als Haare gebildet, oder sind sie durch Umbildung aus anderen Organen der Oberhaut niederer Wirbeltiere hervorgegangen? Wenn sie sich aus anderen Organen herausgebildet haben, so sind seither stets die Schuppen herangezogen worden, speziell natürlich die Reptilienschuppen. Wie sich aus diesen die Federn der Vögel herausbilden, so sollten sie auch die Basis der Haarbildungen darstellen. Leydig hat in neuerer Zeit den Perlausschlag der Knochenfische als Vorläufer der Haare angesehen, und schliesst hieran noch die Schenkelporen der Eidechsen. Ich habe schon früher die Hautsinnesorgane der niederen Wirbeltiere, speziell der Amphibien als den Boden bezeichnet, auf welchem die Haare der Säugetiere sich entwickelten und war dazu geführt worden durch eine Reihe von Befunden, welche in ihrer Zusammenwirkung diese Auffassung begründeten. Vor allem wurde daraus der Bau des Haares bis ins Einzelne verständlich. Ich habe damals die ersten Zustände der Haarentwickelung bei verschiedenen Säugetieren geschildert und abgebildet und es ergab sich daraus eine auffallende Übereinstimmung mit der Anlage eines Hautsinnesorganes nicht nur der Amphibien, sondern auch der Teleostier und Selachier. Ich habe nun in der letzten Zeit diese ersten Stadien der Haaranlagen noch bei weiteren Formen der Säugetiere untersucht und ebenso vom Menschen entsprechende Stadien erhalten, so dass ich jetzt noch eine Reihe weiterer Thatsachen vorlegen kann, welche meine Auffassung der Haare noch klarer begründen.

Vor allem legte ich mir wieder die Frage vor, ob bei den ersten Anlagen der Haare, welche noch vollkommen das Bild einer in der freien Oberhaut gelegenen Sinnesknospe darbieten, nicht Nerven zu diesen Gebilden verlaufend nachweisbar seien. Es ist ein positiver Befund natürlich von sehr grosser Bedeutung. Wird aber ein negatives Resultat gegen die Ableitung der Haare von Sinnesorganen sprechen? Ich muss zunächst betonen, dass ich aus mehrfach ausgeführten Gründen in den Nerven von vornherein bestehende Bahnen sehe, welche das Centralorgan mit den peripheren Organen verbinden. Es ist demnach der Zustand eines Hautsinnesorganes ohne Nerv in einem embryonalen

Zustand nicht vorhanden. Ein solches müsste wohl bestehen können, ja naturgemäss bestehen, wenn die Nervenfaser vom Centrum aus erst zur Peripherie hineinwüchse. Nach meinen Befunden existiert dies nicht. Es wird der ganze Apparat eines Hautsinnesorganes vielmehr von vornherein dargestellt, wenn ich es elementar bezeichne durch eine periphere in der Epidermis gelegene Sinneszelle, einen von dieser ausgehenden Nervenfaser und einer im Centralnervensystem gelegenen Ganglienzelle, welche die von der Sinneszelle kommende Nervenfaser aufnimmt. Wenn wir daher ein für das Wasserleben und durch dasselbe entwickeltes Hautsinnesorgan bei Fischen oder Amphibien finden, das einem spezifischen Hautsinne dient, so wird das für dieses differenzierte Centrum ebenso in seiner Existenz von dem Wasser als umgebenden Medium abhängen wie die epidermoidale Sinneszelle. Geht das Hautsinnesorgan an der Peripherie als solches zu Grunde, und bleiben zunächst Teile von demselben bestehen, so handelt es sich um eine Umbildung des Sinnesorganes, in dem Falle die Elemente, welche die Grundlage dieser Umbildung darstellen, einmal Sinneszellen waren. Ich habe früher schon ausgeführt, dass nicht alle Sinneszellen als solche im Hautsinnesorgan der wasserlebenden Tiere bestehen, sondern dass ein Teil der Zellen ihre Sinnesfunktion aufgiebt und sich zu Schutzzellen der die Sinnesfunktion behaltenden Zellen umbilden. Damit geben solche Zellen auch die Beziehung zu den spezifischen Sinnesnerven auf. Sie stehen dann auch nicht mehr in direkter Beziehung zum nervösen Centrum.

Wenn nun mit dem Übergang zum Landleben die Sinneszellen alle als solche rückgebildet werden, oder eine Umbildung erleiden, so ist es möglich, dass auch ihr Centralorgan eine Umbildung erfährt und einen den verändeten Verhältnissen entsprechenden Funktionswechsel eingeht, somit in seiner Existenz erhalten bleibt. Dann wird auch sein Nerv zu einem solchen Gebilde bestehen bleiben. Dies ist für die Haaranlagen aber deshalb nicht erforderlich, weil die sensiblen Nerven der Haut die Rolle der Sinnesnerven übernehmen. Dies war schon an den Hautsinnesorganen der Amphibien und Fische vorgebildet, insofern in die Umgebung der peripheren, zu Schutzzellen umgebildeten Elemente des Hautsinnesorganes bereits solche sensible Hautnerven verlaufen. Es ist also nicht nur denkbar, sondern sogar sehr wahrscheinlich, dass das spezifische Sinnescentrum im nervösen Centralorgan mit der Umbildung der epidermoidalen Sinneszellen zu Zellen von Haaranlagen nicht eine Umbildung, sondern eine totale Rückbildung erleidet und dass damit auch die spezifischen Sinnesnerven verschwinden, resp. bei Haaranlagen gar nicht mehr zur Ausbildung kommen. Die sensiblen Hautnerven mit ihrem Centrum übernehmen in anderem Sinne ihre Leistung. Daraus ergiebt sich, dass das embryonale Bestehen von Sinnesnerven

zu einer Haaranlage durchaus kein Erfordernis ist zur Ableitung eines Haares aus einem Hautsinnesorgane. Es kommt aber noch etwas weiteres hinzu: Wenn wir die Haaranlage mit den Schuppenanlagen von Reptilien oder Federanlagen von Vögeln vergleichen, so sehen wir, dass bei letzteren zuerst eine Papille der Lederhaut sich bildet und in deren ganzer Ausdehnung treten ebenso reichlich sensible Hautnerven zu der überziehenden Epidermis, wie in der glatten Oberhaut. Bei der Haaranlage aber ist erstens noch gar keine Lederhautpapille entwickelt; aber auch wenn sich eine solche später ausbildet, verlaufen in dieser keine Nerven zu dem überziehenden Epithel, auch keine sensiblen. Es kann demnach diese Haarpapille nicht die gleiche morphologische Bedeutung haben wie die Schuppen- oder Federpapille. Sie hat vielmehr nur eine ernährende Bedeutung für das Haar. Sie ist auch nur für das einzelne Haar, zu dessen Ausbildung und Ernährung sie sich bildet, von Bedeutung, und bei jedem Haarwechsel entwickelt das neu entstehende Haar sich auch wieder eine eigene neue Papille. Die Haarpapille ist also nichts Fixiertes, wie die Reptilienschuppen und Feder-Papille.

Die sensiblen Nervenfasern gehen ebensowenig zur Haarpapille, wie sie zur Achse einer allerersten knospenförmigen Haaranlage verlaufen. Solche Nerven gehen stets nur zur Peripherie einer Haarknospe ebenso wie die sensiblen Nerven nur zur Peripherie einer Hautsinnesknospe an Fischen und Amphibien verlaufen. Wenn wir demnach zu den Zellen in der Achse einer Haarknospe Nervenfasern verlaufend finden, so sind dies keine sensiblen Hautnerven, sondern es können nur die den spezifischen Sinnesnerven der Hautsinnesorgane niederer Tiere homologen Äste sein. Ihr Fehlen ist, wie sich aus obigem ergiebt, sehr wahrscheinlich. Wenn sie aber von vornherein und ebenso auch später fehlen, so kann die Haaranlage nicht vergleichbar sein der Anlage eines andern Epidermoidalorganes, etwa einer Reptilienschuppe oder einer Vogelfeder, denn zu allen diesen Anlagen gehen sicher überall in der ganzen Ausdehnung der Anlage sensible Nerven. — Wenn ich dies alles übersehe, so ergiebt sich, dass ein Fehlen von Nerven zur Achse der Haarknospe von vornherein eine sehr wichtige Stütze abgiebt für die Ableitung der Haare von Hautsinnesorganen niederer Wirbeltiere.

Diese Überlegungen veranlassten mich, mit den neuen Methoden die ersten Haaranlagen auf ihr Verhalten zu Hautnerven zu untersuchen.

Ein Einwand, den ich von Leydig schon erwartet habe, betrifft die Verhältnisse der Papille. Die Haarpapille ist bekanntlich nervenlos, während die Papille der Reptilienschuppe und der Vogelfeder ungemein reichlich mit Nerven versorgt ist. Hierin besteht ein Gegensatz, der von jeher dahin gedeutet wurde, dass die Papille des Säugetierhaares nicht homolog sei einer Papille, wie

sie der Reptilienschuppe und Vogelfeder zukommt. So ohne weiteres ist das aber deshalb nicht zuzugeben, weil bei der Säugetierhaut sehr viele Papillen in der glatten Epidermis vorkommen, welche ebenso nervenlos sind, wie die Haarpapille. Es könnte mithin die Nervenlosigkeit der Lederhautpapillen ein gewöhnlicher Zustand aller Papillen bei Säugetieren sein. Dies erleidet nun allerdings eine gewisse Einschränkung durch die Thatsache, dass in der Säugetierhaut ebenso viele Papillen sehr wohl mit Nerven versorgt sind. Solche sind die mit Tastkörperchen versehenen Papillen des Handtellers und der Fusssohle. Die nervenlosen Papillen der Säugetierhaut hat Leydig als lediglich ernährende Einrichtungen der Epidermis erklärt.

Fragen wir, wie solche Papillen zu stande kommen, so finden wir, dass sie die Folge der eigentümlichen Wachstumsweise der Epidermis sind. Letztere wächst nämlich an vielen Punkten in die Tiefe und an andern Punkten, wo sie dieses Tiefenwachstum unterlässt, kommen eben Papillen oder auch Leisten der Lederhaut zu stande. Dennoch kann ich solche Papillen der Säugetierhaut auch keineswegs den Haarpapillen für homolog halten, ebensowenig, wie ich letztere für homolog halte der Schuppen- oder Federpapille. Physiologisch stimmen die Hautpapillen und die Haarpapillen bei Säugetieren überein, insofern beide ernährende Bedeutnng haben. Die Lederhautpapillen der glatten Haut verursachen eine beträchtliche Vergrösserung der basalen Epidermisfläche. Die ernährende Bedeutung der Haarpapille giebt sich aufs klarste in der reichlichen Proliferation der über ihr gelegenen Epidermiszellen kund und zeigt sich auch in dem Stillstand des Wachstums, sobald die Papille, nachdem das Haar eine Zeitlang bestanden hat, eine Rückbildung erleidet.

Betrachten wir nun, abgesehen von diesen Einzelheiten, noch das Haar als Ganzes, so ist die Frage aufzuwerfen, inwiefern an den Haaren Verschiedenheiten im Bau bestehen. Sind die Haare aller Säugetiere gleich gebaut, oder finden wir Ungleichheiten, welche darauf hinweisen, dass einfachere und weiter gebildete Zustände bestehen. Im letzteren Falle würde sich vielleicht ein Weg zeigen, in welcher Weise sich Haare zuerst gebildet haben.

Es wäre hier zunächst die Frage aufzuwerfen: giebt es Haare, welchen die innere Wurzelscheide fehlt? Ist ferner ein Oberhäutchen bei allen Haaren vorhanden? Sind Rinde und Mark des Haarschaftes bei allen Haaren homologe Teile, oder bilden Zellen, welche bei einer Haarform das Mark darstellen, bei andern gewisse Teile der Rinde? Ferner fragt es sich, wie sich die eigentümlichen Haare der Faultiere zu den gewöhnlichen Haaren verhalten. Wir wissen aus den Untersuchungen von Welcker, dass dort zwischen Rinde und Ober-

häutchen noch eine besondere Schicht, aus vielen verhornten Zellen bestehend, streckenweise eingeschaltet ist, die nicht in den Bau des gewöhnlichen Haares passt. Welcker hat hierin einen Anklang an die Vogelfeder erblickt, insofern er sie den Strahlen der Federfahne vergleicht.

Um solche Fragen zu entscheiden, hat man Vertreter von möglichst vielen verschiedenartigen Säugetiergruppen zu untersuchen.

Ich beginne mit den Monotremen, bemerke aber von vornherein, dass hier nicht primitive Zustände bezüglich der Ausbildung des Integuments bestehen. Von dem grössten Interesse sind die schuppentragenden Säugetiere, da dieselben ausser den Schuppen auch Haare besitzen. Wenn Schuppen wirklich die Grundlage für die Haargebilde darstellen, so sollte man hier doch noch irgend welche Zustände erwarten, welche den Weg zeigen, auf dem sich die Haare aus Schuppen gebildet haben. Freilich wird hierzu vorauszusetzen sein, dass die Säugetierschuppen sich aus Reptilienschuppen gebildet haben, eine Anschauung, die Max Weber vertritt; denn wenn die Säugetierschuppen neu erworbene Gebilde darstellen, so könnte man noch immer sagen, dass schon, bevor sich in der Säugetierhaut neue Schuppenbildungen entwickelt haben, Haare entstanden sind auf dem Boden der früher vorhandenen Reptilienschuppen, die im übrigen bei Säugetieren ganz verschwunden sind. In dem Falle würden die schuppentragenden Säugetiere für die Beurteilung der Haare gar keine wesentliche Bedeutung haben.

Ornithorhynchus.

Ornithorhynchus. Es standen mir mehrere Exemplare zur Verfügung, von welchen ein ausgewachsenes männliches Tier in sehr gut konserviertem Zustande war. Welcher Art die erste Konservierung gewesen, kann ich nicht sagen; ich erhielt das Tier in starkem Alkohol und härtete dann kleine Hautstücke in absolutem Alkohol nach. Nach Durchfärbung in Boraxkarmin und Paraffineinbettung wurden die mit Eiweiss aufgeklebten Schnitte auf dem Objektträger einer weiteren Doppelfärbung unterzogen. Nach Überfärbung mit Delafieldschem Hämatoxylin wurden zur Differenzierung und Nachfärbung die Objekte in Säurefuchsin-Pikrinsäure gebracht und dann rasch durch Alkohol und Xylol in Xylolbalsam eingeschlossen. Ich fand diese Färbemethode für alle Teile der Epidermis, auch für die Haare ganz vorzüglich.

Zur Untersuchung wählte ich Hautstückchen vom Rücken, vom Bauch und Schwanz. Die Oberhaut zeigte die geringste Mächtigkeit an der Bauchfläche. Es fand sich hier ein dichtes Haarkleid. Zwischen den Haarbälgen zeigte sich die Oberhaut in zahlreiche komplizierte Falten erhoben, die selbstverständlich nicht die Bedeutung von Lederhautpapillen haben. Man erkennt

dies schon am Schnitt daran, dass die ganze Epidermis, auch ihr Stratum corneum diese Falten mitbilden hilft. Die basale Fläche ist längs dieser Falten glatt, es dringen in die Epidermis selbst nirgends papillenartige Fortsätze der Lederhaut ein. Mit anderen Worten: die Linie, welche der Epithelbasis entspricht und diejenige der freien Oberfläche verlaufen über alle Hautfalten ganz parallel zu einander weg. An der Epidermis selbst ist ein Stratum plasmaticum s. profundum und ein Stratum corneum zu unterscheiden. Letzteres schliesst sich hier unmittelbar dem ersteren an, es ist kein Stratum granulosum dazwischen eingeschaltet. Das Stratum profundum besteht aus 2—3 Zellenlagen. Die basale Lage wird durch kubische Zellen dargestellt; auf diese folgt an manchen Stellen nur noch eine Lage leicht abgeplatteter Zellen, an vielen Punkten tritt erst noch eine Lage kubischer Zellen auf, an welche sich dann eine Lage abgeplatteter Zellen anschliesst. Mit letzteren schliesst das Stratum plasmaticum ab und es folgt das aus 6—10 Zellenlagen bestehende Stratum corneum, welches aus kernlosen Hornplättchen besteht. Letzteres ist dunkel-blaugrün gefärbt, während das Stratum profundum violett mit dunklen, violetten Kernen erscheint. Die Fasern der unterliegenden Lederhaut sind schön lila gefärbt. Durch diese sehr scharf ausgeprägte Färbung gelingt es mit vollkommener Sicherheit das Fehlen der Lederhautpapillen zu konstatieren. Es giebt dies eine grössere Sicherheit als einfache Färbung, wie ich gleich noch ausführen werde.

Die Haut des Rückens ist etwas reicher an Schichten als die Bauchhaut und zeigt die gleichen, nur nicht so reichlichen Faltenbildungen. An wenigen Stellen erscheint die Basalfläche sogar ganz glatt und eben. Das Stratum profundum s. plasmaticum besteht aus 3—5 Zellenlagen. Die basale wie die zwei bis vier folgenden bestehen aus kubischen Zellen, dann folgt eine oder zwei Lagen leicht abgeplatteter Zellen und sodann folgt in ganz scharfer Abgrenzung das aus 10—15 Zellenlagen bestehende Stratum corneum.

Hier kommt aber eine weitere Komplikation hinzu, welche in der an manchen Stellen bestehenden Ausbildung ungemein feiner, im Schnittbild fadenförmiger Koriumerhebungen besteht. Dieselben sind in ganz unregelmässigen Abständen angeordnet und ragen bis gegen das Stratum corneum vor. Wie kommen diese Erhebungen zu stande, wie ist ihr Bau und was haben sie für eine Bedeutung?

Über ihr Zustandekommen erhält man ein Urteil, auch ohne jüngere Entwickelungsstadien. Es bildet nämlich die tiefe Schicht der Epidermis zwischen den feinen Koriumerhebungen häufig dünne zapfenartige Fortsätze. Hier ist die tiefe Epidermislage in Form solider Zapfen in die Lederhaut eingewachsen und zwischen den Zapfen, an Punkten, wo die Epidermis nicht in die Tiefe

wuchs, findet sich die Lederhauterhebung, deren Spitze dem Punkte der früheren Basalfläche der Epidermis entspricht. Die in die Tiefe gewachsenen Epidermiszapfen bestehen aus eigentümlichen Zellen. So liegen häufig die zwei bis drei unteren als einfache halbmondförmige Gebilde übereinander, dann folgen kubische Zellen, die kontinuierlich in die gleichen Elemente über der Spitze der Papille übergehen. Die halbmondförmigen Zellen zeigen häufig einen eigentümlichen Glanz, der sie den Zellen der Tastkörperchen ähnlich erscheinen lässt. Solchen gleichen sie auch in ihrer Anordnung, nur stehen sie mit der Oberhaut in direkter Verbindung. Wo die Papillen weiter auseinander stehen, sind grössere Partieen des Stratum profundum in die Tiefe gewachsen.

Der Bau der Erhebungen der Lederhaut ist ein sehr einfacher. Meist geht nur ein sehr feiner Faden von lilaer Farbe aus einem dünnen Bindegewebs-Fibrillenbündel in die Erhebung hinein, zuweilen sieht man einen spindelförmigen Kern dazwischen. Hier kommt die Doppelfärbung zu ihrem Rechte, denn an Präparaten der gleichen Hautstelle, die ich nur mit Boraxkarmin gefärbt hatte, konnte ich diese ungemein feinen Gebilde gar nicht nachweisen. Ich habe seither diese auf Schnitten wie Papillen sich darstellenden Gebilde der Lederhant stets als Erhebungen bezeichnet. Sie stellen thatsächlich nicht immer Papillen dar, sondern es sind häufig Querschnitte von leistenförmigen Erhebungen der Lederhaut in die Epidermis. Diese Leisten sind nicht parallel untereinander, oder irgendwie regelmässig angeordnet, sondern auf dem Flächenschnitt durch die Epidermis lassen sie sich als netzförmig untereinander verbundene Leisten erkennen.

Ihr Zustandekommen ist nur so zu verstehen, dass die Epidermis in Form unregelmässiger, bald kleiner, bald eine grössere Fläche einnehmender Felder in die Tiefe wuchs. An den Stellen, wo dies unterblieb, ragt dann die Lederhaut leistenartig in die Epidermis hinein, und diese Leisten müssen naturgemäss unregelmässige Netze bilden. In diese leistenförmigen Erhebungen der Lederhaut verlaufen die feinsten Arterienverästelungen und Kapillaren bis zur Epidermisbasis hin.

Aus diesem Bau ergiebt sich die Bedeutung dieser Gebilde. Sie ist eine einfache Wachstumserscheinung, die Folge von ungleichem Tiefenwachstum der Epidermis, welches an einzelnen Stellen unterbleibt, und an solchen Linien ragt die Lederhaut wie eine feine Leiste bis in die höheren Schichten der Epidermis hinein. Man hat nicht das Recht, eine solche Bildung mit einer Haarpapille zu vergleichen, sie stimmt in keinem Punkte mit ihr überein.

Die Haut des Schwanzes zeigt bei Ornithorhynchus Andeutungen von Schuppen. Wir finden darum hier auch die Epidermis viel dicker als an Rücken und Bauch. Die Schuppen verursachen leichte, aber ziemlich grosse Lederhaut-

erhebungen. Ausserdem finde ich am Schwanz nur ganz vereinzelt ebensolche feinste Erhebungen der Lederhaut, wie ich sie von der Rückenhaut geschildert habe. Dieselben finden sich auf den Schuppen.

Das Stratum profundum plasmaticum besteht hier aus 8—10 Zellenlagen und darüber folgt ein ebenso schichtenreiches Stratum corneum. Die basale Zellenlage ist durch Cylinderzellen gebildet. Darauf folgen kubische Zellen und gegen das Stratum corneum zu nehmen die Zellen eine Beschaffenheit an, dass ich annehme, es habe hier im Leben ein Stratum granulosum bestanden. Die Zellen platten sich nämlich nicht einfach ab, sondern ihre Kerne werden zwar flach scheibenförmig, der Zellkörper aber wird sehr gross und zeigt hier eine dunkelblaugraue Färbung, während die tieferen Zellenlagen violett erscheinen. Das Stratum corneum ist blaugrün gefärbt.

Jedenfalls sind hier im Stratum intermedium, welches sonst durch Keratohyalingehalt der Zellen ausgezeichnet ist, keine Körnungen zu erkennen. Da das Tier schon lange konserviert war, so kann ich darüber weiter keine Angaben machen.

Viel Interesse bieten die Haare von Ornithorhynchus. Dieselben kommen an Rücken und Bauch vor, erstens als einzeln stehende, grosse, abgeplattete Gebilde und zweitens als überall dazwischen verteilte Büschelhaare, die sehr dünnen, drehrunden Schaft haben. Von letzteren tritt eine grössere Anzahl aus einer gemeinsamen weiten Haarbalgöffnung hervor. Diese Haare sind auf dem Rumpf nach de Meijere in alternierenden Gruppen angeordnet, von welchen jede aus einem grossen Mittelhaar besteht, zu dessen beiden Seiten je ein bis drei, meist zwei Haarbüschel angeordnet sind. In einem solchen Büschel sind 5—12 und mehr dünne Haare zusammengelagert. Haare.

Ich kann nicht sagen, um welche Jahreszeit das Tier getötet wurde. Die Haare zeigen aber an allen Körperstellen den gleichen Bau, der an Längs- und Querschnitten zu erkennen ist.

Nehme ich zunächst ein grosses Mittelhaar einer Gruppe vor, so zeigt der Schaft in seiner Länge ein sehr verschiedenes Verhalten. Er steckt sehr tief in der Haut, d. h. der Haarfollikel ist sehr tief in die Lederhaut eingesenkt, tiefer als bei den meisten anderen Säugetieren. Es kommt dies auch zum Ausdruck in der sehr tiefen Anordnung der wenig entwickelten Talgdrüsen.

Der Schaft beginnt in der Tiefe zugespitzt, er verbreitert sich dann rasch, so dass sein Querschnitt die Form eines langen Ovals mit leicht bogenförmig gekrümmter Längsachse zeigt.

Nach oben gegen die Talgdrüse zu wird der Schaft etwas dünner und rundlich und so tritt er aus der Balgöffnung hervor. Er setzt sich in einen langen

drehrunden Abschnitt fort, der sich endlich zu einem lanzettförmigen Plättchen verbreitert. Dasselbe endet in einer abgestutzten Spitze.

Wie verhalten sich nun die Scheiden des Haares im Follikel? Ich bitte dazu Taf. IX, Fig. 5 zu betrachten, welche den Längsschnitt eines starken Mittelhaars einer Rückengruppe darstellt. Wir haben es hier, wie an sämtlichen Haaren dieses Individuums mit einem Kolbenhaare zu thun. Nicht ein einziges Papillenhaar konnte ich nachweisen. Der Kolben des Haarschafts ist sehr lang: er erstreckt sich vom unteren Ende des Schaftes bis zu der mit c bezeichneten Bildung. In diesem ganzen Abschnitt finde ich den verhornten Haarschaft unmittelbar der äusseren Wurzelscheide angeschlossen.

Das Verhalten ist auf Taf. VIII Fig. 14 im Querschnitt dargestellt. Man erkennt hier zu äusserst die äussere Wurzelscheide mit ihren verschiedenen Zellschichten, die gegen den Haarschaft zu sich leicht abplatten. An diese schliesst sich unmittelbar eine breite Zone cirkulär verlaufender, ganz verhornter Zellen, welche ebenso, wie sie in festem unmittelbaren Zusammenhang mit der Wurzelscheide stehen, deren innerste verhornte Schicht sie darstellen, ebenso in den Haarschaft kontinuierlich übergehen. Eine Grenze besteht nirgends. Ich war mir über die Bedeutung der einzelnen Teile dieses Querschnitts lange nicht klar, suchte stets die innere Wurzelscheide und das Oberhäutchen hier zu erkennen, ohne dass mir dies gelungen ist. Auf dem Längsschnitt erscheint der zellenhaltige Teil, der zwischen Haarschaft und Wurzelscheide eingeschaltet ist, gar nicht als nachweisbare Schicht, er stellt den verdickten äusseren Teil des Haarschafts selbst dar und ist auch kontinuierlich mit der Wurzelscheide in Verbindung. Ich war zuerst der Meinung, es fehle wohl dem Haare von Ornithorhynchus eine innere Wurzel- oder Haarscheide überhaupt und wir hätten in diesem Falle ein primitives Haargebilde von einfacherem Bau vor uns. Doch betrachten wir zuerst die oberen Teile des Haarfollikels.

Man findet am Längsschnitt, dass der verdickte untere Haarkolben nach oben sich verdünnt und gerade an der Stelle, wo die mit c bezeichnete Lamelle ihr unteres Ende besitzt, erkennt man, dass die äusseren Zellen des Haarschaftes leicht ausgefranst nach aussen in die Wurzelscheide ausstrahlen. Diese Ausstrahlung besitzt hier ihren freien oberen Rand und hier beginnt erst die freie Oberfläche des Haarschaftes, welche von da an ein deutliches Oberhäutchen erkennen lässt. An dieser Stelle würde somit auch erst die nach oben fortgesetzte Haarscheide zu erwarten sein. Unterhalb dieser Stelle ist, wenn wir den Abschnitt als Haarkolben auffassen, weder eine Haarscheide noch ein Oberhäutchen möglich und dies entspricht auch den thatsächlichen Verhältnissen.

Nun sehe ich oberhalb der Stelle, welche ich als oberste Grenze des

Haarkolbens bezeichnet habe, da wo das Haaroberhäutchen beginnt, thatsächlich eine Komplikation der Wurzelscheide auftreten, welche man als den Rest einer gänzlich verhornten Haarscheide auffassen könnte. Dieselbe wäre dann an der Stelle durch den emporwachsenden Haarkolben in die Höhe geschoben und zu unregelmässigen Faltungen gebracht worden. Dass alle ihre Elemente verhornt sind, ist nicht auffallend, weil ja bei allen Haaren anderer Säugetiere die innere Wurzelscheide völlig verhornt, bevor ein Papillenhaar sich in ein Kolbenhaar umbildet, also vor dem Haarwechsel.

Die hier nachweisbare Bildung kann ich aber nicht als aus der Haarscheide hervorgehend betrachten, aus folgenden Gründen: Zunächst sehen wir, dass sie als dünne Hornschicht schon im Bereich des Kolbens auf der äusseren Wurzelscheide ausgebildet ist und schon in der Tiefe einen Teil dieser Scheide darstellt. Ihr dickster gekräuselter Teil steht ebenfalls in fester Verbindung mit der äusseren Wurzelscheide und setzt sich, wieder dünner werdend, nach oben kontinuierlich in die innerste Schicht der äusseren Wurzelscheide fort, deren Stratum corneum sie darstellt. Sie erstreckt sich dann bis zur Stelle, wo die Talgdrüsen in den Haarbalg münden. Oberhalb dieser Stelle folgt ein enorm dickes Stratum corneum der Wurzelscheide, welches sich kontinuierlich in das Stratum corneum der freien Oberhaut fortsetzt.

Man muss daran denken, dass dieser Befund darauf hinweist, dass die innere Wurzelscheide sich aus der äusseren differenziere und hier als Stratum corneum der letzteren noch nicht selbständig geworden sei. Das ist ausgeschlossen, wenn man die Befunde an Haaren anderer Säugetiere vergleicht. Dieselben belehren uns zugleich, dass die genannte Bildung bei Ornithorhynchus sicher nichts mit der inneren Wurzelscheide zu thun hat. Ich bitte hierzu auf Taf. IX die Fig. 1, 3, 4, 8 und 9 anzusehen, welche Säugetieren verschiedener Gruppen entstammen. Man erkennt bei allen unter der Einmündung der Talgdrüsen in den Haarbalg eine stark verhornte Stelle (c) der innersten Zellenlagen der äusseren Wurzelscheide. Dieselbe ist ganz unabhängig von der Haarscheide, welche selten oberhalb, meist unterhalb dieser eigentümlichen Stelle der Wurzelscheide mit freiem Rande endigt.

Hier bei Ornithorhynchus finde ich die Talgdrüsen nur sehr schwach entwickelt. Es sind kleine, einfach alveoläre Drüsen, erfüllt mit Talgtröpfchen enthaltenden Sekretzellen. Es fehlt auch an dem Punkte genau oberhalb des Kolbens vom Haarschaft, da wo letzterer ein deutlich entwickeltes Oberhäutchen besitzt, jede Spur einer Haarscheide. Vielmehr ist der Schaft unmittelbar von dem Stratum corneum der Wurzelscheide umgeben. Demnach fehlt die Haarscheide an den hier bestehenden Mittelhaaren vollständig. Es fragt sich nun,

ob diesen Haaren von Ornithorhynchus eine solche Haarscheide überhaupt fehlt. Das halte ich nach dem vorliegenden Befunde nicht für erwiesen. Es können hierüber nur Papillenhaare einen Aufschluss geben, die in dem uns vorliegenden Exemplare nirgends bestanden.

Das untere (tiefe) Ende des Haarfollikels zeigt ein eigentümliches Verhalten: Der Haarschaft läuft spitz aus und ist vollkommen verhornt bis zur Spitze hin. Er ist auch hier fest verbunden mit der äusseren Wurzelscheide, welche die einzige epitheliale Scheide darstellt. Von dieser Scheide erstreckt sich ein feiner, solider Epithelzapfen gerade senkrecht in die Tiefe und endigt mit kolbig angeschwollenem Ende, welches häufig leicht umgebogen erscheint. In dem dünnen Teil besteht dieser Zapfen aus gleichartigen, länglich spindelförmigen Epithelzellen, im verdickten Ende nehmen diese Zellen eine kubische Form an und liegen sehr dicht zusammen. Die Zellkörper sind sehr klein und daher liegen die kugeligen Kerne dicht aneinander gedrängt. Infolge dessen ist dieses Ende durch die zahlreichen dunkel gefärbten Kerne sehr intensiv gefärbt. Dieser Epidermiszapfen ist wohl nicht anders zu deuten, denn als junger Spross der Wurzelscheide, welcher den Keim eines beim nächsten Haarwechsel sich ausbildenden Haares darstellt. Wie ich oben schon angab, finden sich zu beiden Seiten vom Mittelhaare je eine Gruppe mehrerer echter Haarbüschel. Diese Gebilde bestehen aus 5—14 Haaren, von welchen jedes in der Tiefe einen eigenen Haarfollikel besitzt. Auch diese Haare besitzen keine Papille und das tiefe Ende ihres Follikels sendet einen gleichen, zapfenartigen Fortsatz in die Tiefe wie die Follikel der Mittelhaare. Das Ende des Haarschaftes ist leicht abgerundet, und es beginnt schon an diesem Ende sofort der sehr feine, in der ganzen Länge gleich dicke Haarschaft, an dessen Oberfläche ein deutliches Oberhäutchen zu erkennen ist. Der lange Haarkolben ist demnach hier nicht entwickelt. Betrachten wir die epithelialen Scheiden um den feinen Haarschaft, so ist zunächst zu betonen, dass die Verhältnisse hier sehr kleine sind und dass die ganze Scheide nur durch wenige Zellen dargestellt wird. Trotzdem gelingt es, um den Schaft ein Oberhäutchen und darauf folgend eine Haarscheide und eine Wurzelscheide nachzuweisen. Der Schaft hat hier kein Mark, sondern besteht ausschliesslich aus vollkommen verhornten Rindenzellen, an welche sich das Oberhäutchen als feiner, doppelt konturierter Saum anschliesst. Die darum folgende Haarscheide erscheint als dunkel gelbgrün gefärbter dünner Ring, in welchem man hier und da einen kleinen ovalen Kern erkennt. Sie ist gegen die Wurzelscheide ebenso scharf abgegrenzt wie gegen das Oberhäutchen des Schaftes, ist hier wie dieser vollkommen verhornt.

Die Wurzelscheide setzt sich aus 2—3 Zellenlagen zusammen, deren Elemente alle abgeplatteten Zellen darstellen.

An Längsschnitten gelang es mir trotz der Kleinheit der Verhältnisse und trotz des dichten Zusammenliegens dieser Büschelhaare an der Stelle, wo sich die Einzelfollikel zu dem gemeinsamen Endbalge vereinigen, ganz leicht den freien oberen Rand der Haarscheide nachzuweisen. Er findet sich in jedem einzelnen Büschelhaare unmittelbar unter der Stelle, wo deren Follikel zu einem gemeinsamen Endabschnitte zusammentreffen. Aus dem Querschnittbilde ergiebt sich mit Sicherheit, dass Ornithorhynchus Haare besitzt, welche in dem Bau ihres Schaftes und ihres Follikels in Bezug auf die Bildung der Scheiden ebenso wie in betreff der Ausbildung der Talgdrüsen völlig gleiche Verhältnisse darbieten, wie es uns die Zustände an Haaren höherer Säugetiere zeigen.

Es handelt sich hier noch darum für die offenbar eigentümlichen und vom Befund anderer Säugetiere abweichenden Zustände am Kolbenhaare ein Verständnis zu gewinnen. Die Kolben, welche sich sonst am tiefen Ende des Schaftes bilden, sind stets kurze, verdickte, ausgefranste Gebilde, welche ein unteres, breit abgerundetes Ende besitzen. Hier bei Ornithorhynchus besteht ein lang ausgezogener, in der Tiefe zugespitzter Kolbenabschnitt. Es ist dies offenbar begründet in der Art des Verhornungsvorgangs am Ende des Wachstums eines Haarschaftes. Hier wird der Vorgang nicht rasch sistieren, sondern er nimmt ganz allmählich an Intensität ab. Der Verhornungsprozess muss beim wachsenden Haar auch sehr wechselnde Intensität und Form zeigen. Das Haar verhält sich in Bezug auf das Vorhandensein eines Marks sehr verschieden. Die breiten Endplättchen eines Schaftes fand ich bei unpigmentierten Haaren meist marklos, nur aus faserigen Spindelzellen bestehend und mit Oberhäutchen bekleidet. Pigmentierte Haare zeigten aber in diesem Abschnitt eine deutliche Marksubstanz, aus luftführenden Zellen bestehend, die durch quere Hornsepta getrennt in der Längsachse angeordnet sind. In jedem Falle verdünnt sich dieses breite, lanzettförmige Endplättchen des Haares zu einem dünnen, marklosen Stiel, welcher die dünnste Stelle des Haarschafts darstellt. Dieser Stiel setzt sich gegen die Hautoberfläche zu in einen etwas dickeren, gleichartigen cylindrischen Teil fort, welcher den längsten Abschnitt des Haarschaftes bildet. Dieser Teil lässt eine dicke Mark- und eine dünne Rindensubstanz unterscheiden, und hier ist bei gefärbten Haaren die Marksubstanz der einzige pigmentführende Teil. Das Mark besteht auch hier aus lufthaltigen Zellen, deren Oberflächen verhornt sind und schwarzbraune Pigmentkörner in dichten Massen enthalten. Sie liegen zu drei bis vier auf einem Querschnitt und erscheinen am Längsschnitt durch den Schaft durch horizontale Zellwände

getrennt, sehr regelmässig übereinander geschichtet. Die Rindenschicht ist sehr dünn und besteht immer aus pigmentfreien Hornfaserzellen, an welche sich ein aus Hornschüppchen bestehendes Oberhäutchen anschliesst. Gegen die Nähe der Hautoberfläche verschwindet das Mark und es besteht der Schaft, der sich wieder etwas verdünnt, ausschliesslich aus pigmentlosen Rindenfasern. So tritt er auch in den Follikel in die Tiefe. In letzterem verdickt er sich dann wieder und endigt in einer dicken Spindel, die in ihrer ganzen Dicke nur aus Rindenzellen, d. h. längs angeordneten Hornfaserzellen besteht. Nur die äusserten Lagen sind aus cirkulär verlaufenden, verhornten Zellen mit noch deutlich nachweisbaren Kernen zusammengesetzt. Dieselben gehören aber der äusseren Wurzelscheide an, wie ich oben schon ausführte. Aus der ganzen Zusammensetzung des Haarschaftes ergiebt sich, dass der Verhornungsprozess bei dem wachsenden Haare periodisch sehr verschieden sich abspielt. Zuerst, wo sich das Endplättchen bildet, ist er intensiv. Die Intensität nimmt zu und allmählich ab. Dann bleibt sie lange Zeit auf niederer Stufe, zur Zeit, wo sich der lange, markreiche Faden bildet und dann gegen Ende nimmt sie noch einmal zu, um dann allmählich abnehmend ganz zu erlöschen. Der zuletzt gebildete Teil besteht nur aus Rindenzellen, diese werden in immer geringerer Anzahl gebildet und dann hört der Verhornungsprozess am Schaft ganz auf, die Papille muss dann ganz verstrichen sein. Um diese Zeit verhornt die äussere Wurzelscheide um den Haarkolben sehr ausgedehnt und es beginnt ein Tiefenwachstum der tiefsten epithelialen Teile des Follikels zur Anlage eines neuen Haares, welches noch keine Papille besitzt.

In anderer Weise ist der eigentümliche Bau dieser Haare nicht verständlich. Freilich wird daraus nicht erklärlich, worauf dieser Bildungsmodus begründet ist, nur dies eine ist wohl mit Sicherheit zu schliessen, dass nämlich Ornithorhynchus keineswegs mit einer primitiven Haarform bekleidet ist, dass dieses Tier vielmehr die allerkompliziertesten Befunde darbietet, und aus diesen lässt sich nichts mit Sicherheit für die Phylogenese des Haares schliessen. Neben Büschelhaaren, welche nach dem Typus einfacher markreicher Haare gebaut sind, besitzt diese Form sehr chakteristische Haargebilde, die man nur von einfacheren Haaren ableiten, nicht aber mit Schuppen, Federn oder Perlorganen in Beziehung bringen kann.

Für die Phylogenese des Haarkleides bietet demnach Ornithorhynchus kein aufklärendes Objekt.

Auf dem Körper von Ornithorhynchus finden sich überall zwischen den Gruppenhaaren zerstreut, in bestimmten weiten Abständen von einander starke Einzelhaare, deren Anordnung besonders hervortritt, wenn man nach Maceration

der Haut, wie sie an alten Objekten, die Jahre lang in Alkohol lagen, eintritt, alle Haare beseitigt. Dann treten die Bälge jener grossen Einzelhaare als weissliche kleine Knöpfchen hervor. Diese Gebilde lassen sich als Reste eines Stachelkleides deuten, oder umgekehrt, als der Beginn zur Bildung eines Stachelkleides.

Die Haare von Ornithorhynchus sind vielfach untersucht worden. Abgesehen von Leydig und Souza-Fontes führe ich besonders Poulton, Wilson und Martin an. Poulton hat die Haare bei jungen und alten Tieren geschildert.

Aus den Befunden ergiebt sich, dass den Haaren überall eine innere Wurzelscheide zukommt, sodass darin diese Form keine Sonderstellung einnimmt. Poulton, Wilson und Martin besprechen auch die eigentümlichen Tastorgane am Schnabel von Ornithorhynchus, die zum Teil selbständige Gebilde sind, zum Teil in der Umgebung von Schweissdrüsenmündungen sich ausbilden. Diese Organe sind epidermoidale Zapfen, unter welchen reichliche Tastkörperchen nachweisbar sind. Wenn sie durch Umbildung von Haaren entstanden sind, so dürfen wir sie natürlich nicht etwa den Hautsinnesorganen niederer Tiere vergleichen. Das fertige Haar bildet für sie den Ausgangspunkt und ihre spezielle Ausbildung giebt uns keine wichtigen Thatsachen für die phylogenetische Ableitung des Haares.

Sie bringen vielmehr wieder zum Ausdruck, dass Ornithorhynchus keineswegs einen für die Säugetiere primitiven Zustand des Integumentes besitzt.

Echidna. Vom Ameisenigel habe ich die Entwickelung der Stacheln und Haare untersucht und fand hierbei keine Abweichungen wesentlicher Art von den Befunden, die beim Igel bekannt sind. Auch hier ist die erste Anlage eine rein epidermoidale, wie bei den Haaren anderer Säugetiere. Echidna.

Von Interesse scheinen mir die Befunde am ausgebildeten Haare, welche speziell die Haarscheide betreffen. Ich gebe auch auf Taf. VIII, Fig. 11 den Querschnitt durch ein Mittelhaar aus der Bauchgegend von Echidna. Der Schnitt geht durch die Mitte des in die Lederhaut eingesenkten Haarfollikels. Man erkennt um das Mark (M) die gleichartige Rindenschicht (R) des Haarschaftes, der durch ein starkes Oberhäutchen (O) abgeschlossen ist. Die Markschicht besteht aus geschrumpften Zellen, welche neben den Kernen grosse Pigmentkörner und Keratohyalinkörner enthalten. Die Zellen der Rinde lassen die punktförmigen Querschnitte der Hornfibrillen erkennen. Am Oberhäutchen konnte ich die Zellgrenzen auf dem Schnitt nicht erkennen, ich bilde es genau so ab, wie es aussah. Die um den Haarschaft ausgebildete Haarscheide ist sehr schichtenreich. Sie besteht aus 7—8 Zellenlagen. Ihre Elemente sind alle

verhornt, lassen aber sämtlich noch die Kerne erkennen. Die dem Haarschaft zunächst angelagerten Lagen (Hi) sind fest zusammengefügt und erscheinen heller glänzend, die Zellen der 4—5 äusseren Lagen (Ha) sind nur lose gefügt und sehr dunkel gefärbt. Um diese vielschichtige Haarscheide folgt, von ihr scharf getrennt, die Haarwurzelscheide, aus nur 3—4 Lagen abgeplatteter Zellen bestehend, die nicht verhornt sind. Den Abschluss des epidermoidalen Teils des Haarfollikels bildet eine dicke Glashaut (Gl).

In den beiden Zonen der Haarscheide sind die Henle'sche und Huxley'sche Schicht dieser Scheide dargestellt, wie das der Längsschnitt Taf. IX, Fig 12 zeigt.

Auch an dieser Abbildung, welche einen Längsschnitt durch die eine Hälfte des tiefen Endes des epidermoidalen Haarfollikelteiles darstellt, erkennt man, wie die Wurzelscheide, sehr schwach ausgebildet, aus wenigen Zellenlagen besteht, die ganz in der Tiefe sogar bis auf eine einzige Lage reduziert werden. Diese eine Lage biegt bei X in die Haarscheide um, von welcher sie durch einen deutlichen Spaltraum getrennt ist. Haarscheide, Oberhäutchen und Schaft kommen hier in dem gleichartigen Keimlager, das die Papille unmittelbar überzieht, zusammen. Auf der Abbildung erkennt man, wie diese Teile sich nach oben zu differenzieren. Zu äusserst, die Haarscheide zeigt sich auch hier vielschichtig; ihre oberflächlichsten, d. h. gegen die Wurzelscheide zu gelegenen Zellen verhornen zuerst und bilden eine mehrschichtige Henle'sche Schicht. Die innen davon gelegenen Zellenlagen verhornen etwas langsamer und bilden die Huxley'sche Schicht. Aber auch diese Zellen verhornen sehr rasch, sodass die Huxley'sche Schicht nur ganz kurz ist und die ganze Haarscheide aus verhornten Zellen besteht, wie es der Querschnitt zeigte. Innerhalb der Haarscheide folgt das Oberhäutchen O, dessen Differenzierung aus Zellen ebenfalls deutlich zu erkennen ist. Die Rinde des Haarschaftes (R) ist, wie bei allen Haaren, aus langen spindelförmigen Zellen, mit Hornfibrillen erfüllt, aufgebaut. Aus diesem Befunde ergiebt sich, dass Abweichungen gegenüber dem Typus des Haares nur in der Haarscheide bestehen, welche aus vielen Lagen von Zellen zusammengesetzt ist, doch war auch hier Henle'sche und Huxley'sche Schicht zu unterscheiden.

Perameles. Perameles Gunnii. Die Epidermis zeigt in betreff der Schichtenbildung keine Besonderheiten. Auch die Papillen sind an der behaarten Haut nirgends entwickelt.

Die Haare zeigen sich, wie de Meijere angiebt, in Gruppen gestellt. An jeder Gruppe kann man ein Mittelhaar von den Seitenhaaren unterscheiden.

Über den eigentümlichen Bau des Haarschaftes dieser Mittelhaare macht de Meijere keine Angaben. Diese Gebilde erscheinen makroskopisch den Haaren von Ornithorhynchus sehr ähnlich. Sie besitzen ein breites Endplättchen, lanzettförmig gestaltet, mit spitz ausgezogenem Ende. Daran schliesst sich ein verdünnter langer Teil. In letzteren geht aber im Gegensatz zu den Befunden bei Ornithorhynchus das breite Endplättchen ganz allmählich über. Im Bau zeigt dies Endplättchen bei mikroskopischer Betrachtung ein wesentlich anderes Verhalten, als beim Schnabeltier. Es ist nämlich die Verdickung und Verbreiterung des Schaftendes nicht durch Vermehrung der Rindensubstanz verursacht, sondern eine Verbreiterung des Markes ist hier der Grund dieser Bildung. Das Mark besteht hier aus grossen wabenartigen, sehr regelmässig neben- und übereinander angeordneten Zellen, deren Wände ganz verhornt und sehr pigmentreich sind. Im Inneren ist Luft oder Flüssigkeit. Die Rindensubstanz bildet nur einen feinen, überall gleich dicken äusseren Belag von wenigen Zellschichten, und das Oberhäutchen liefert den oberflächlichen Abschluss.

In Echidna hatten wir eine mit Stachelkleid versehene Säugetierform vor uns. Von Schuppen tragenden Formen habe ich Dasypus sexcinctus und Manis untersucht.

Dasypus. Dasypus: Bekanntlich besitzt diese Form auf den Rücken Haare, welche an dem Hinterrande der Schuppen sitzen. An der Bauchfläche des Körpers besteht ein regelmässiges Haarkleid. Den Bau des Follikels habe ich an Schuppenhaaren sowohl, als an Haaren von der Bauchfläche untersucht und finde an beiden übereinstimmende Verhältnisse. Auf Taf. IX, Fig. 8 und 13 gebe ich Darstellungen vom Befunde des Haarfollikels. Fig. 8 zeigt den obersten Teil mit der Rundung des Follikels im Längsschnitt. Die Haarscheide (Hs) ist hier, wie bei Echidna, sehr dick und hört unter der Talgdrüsenmündung frei auf. Sie besteht hier aus verhornten Zellen, in welchen jedoch die Kerne noch nachweisbar sind. Über dem freien Ende der Haarscheide finde ich eine Komplikation in der Ausbildung der Wurzelscheide (c), welche durch eine stärkere Vermehrung und Verhornung ihrer Zellen dargestellt wird. Diese Bildung finde ich bei allen Haaren erwachsener Säugetiere, die ich untersucht habe, und auch beim Menschen. Stets mündet erst oberhalb dieses Bezirks die Talgdrüse in den Haarfollikel.

Hier bei Dasypus ist dieser stärker verhornte Teil der Wurzelscheide ganz kurz und bildet eine dem Haarschaft angeschlossene Manschette deren freier Rand die Mündung der Talgdrüsen überragt. Die Talgdrüsen finde ich hier sehr schwach ausgebildet (t). Taf. IX, Fig. 13 zeigt die Hälfte eines Längsschnitts durch das tiefe Ende eines Haarfollikels in seinem epidermoidalen Teile. Man erkennt die gleichen Verhältnisse wie bei Dasypus. Ich mache auch hier auf

den Punkt x aufmerksam, an welchem die einschichtig gewordene Wurzelscheide (H W) in die Haarscheide umbiegt. Die letztere ist wieder sehr dick und lässt eine mehrschichtige Henle'sche und ebensolche Huxley'sche Schicht unterscheiden, welche nach oben zu verhornen, die Huxley'sche aber viel langsamer als die Henle'sche, sodass beide Schichten eine viel weitere Strecke unterscheidbar sind als bei Echidna.

Die Anordnung der Haare bei Dasypus muss sich naturgemäss nach den Schuppen richten. Nach Weber stehen sie zwischen den Schuppen, besonders hinter den Schuppen. Ich muss dem gegenüber betonen, dass die Haare, soweit sie zu Schuppen in Beziehung stehen, allerdings am hinteren Rand der Hornschuppen stehen, aber dieser hintere Rand entspricht der Höhe der Koriumpapille, die Haare liegen also thatsächlich auf diesen Integumentalgebilden. An Embryonen fand ich auch viele Haaranlagen, bevor noch durch stärkeren Verhornungsprozess Hornplatten gebildet sind, mitten auf den Schuppenanlagen. Solche mögen aber später unter der starken Verhornung der Epidermis hier zu Grunde gehen. (Reh, Emery.)

Manis. Manis. Von Manis gilt bezüglich der Anordnung der Haare, soweit sie topographisch zu Schuppen in Beziehung treten, das Gleiche, wie von Dasypus. Auch hier stehen sie am hinteren Rand der Hornschuppe, aber doch auf den Schuppen, sie kommen nicht aus der Tiefe der Schuppentasche hervor. Sie sitzen an dem Umschlagsrande der freien oberen auf die untere Fläche.

Es ist wieder zu konstatieren, dass der Bau des Haarfollikels vollkommen mit den Haaren anderer Säugetiere übereinstimmt. Die Scheidenverhältnisse sind die gleichen. Nur finde ich, dass bei Manis keine Talgdrüsen bestehen, wenigstens fand ich nirgends solche auf den von mir selbst gefertigten Schnitten, die durch Hautstücke verschiedener Körpergegenden eines ausgewachsenen Tieres ausgeführt waren. Nach Weber bestehen solche an Haaren der Axalgegend und Schnauzenspitze. Taf. IX, Fig. 9 stellt die oberflächliche Hälfte eines Haarfollikels mit der Mündung dar. Man erkennt die Wurzelscheide H W, in die freie Oberhaut übergehend, und die Haarscheide H s ganz verhornt mit freiem Rande endigend. Über derselben besteht wieder der stärker verhornte Bezirk (c) der Wurzelscheide. An dessen oberem Ende wäre nun die Talgdrüse zu erwarten (vergl. Taf. IX, Fig. 9 mit Fig. 8). Eine solche fehlt aber völlig. Sie wäre hier auch unmittelbar an der Stelle zu suchen, wo die Wurzelscheide in die freie Oberhaut umbiegt. Man erkennt hieraus, dass die Haarfollikel sehr verschieden weit in die Tiefe gewachsen sind. Das Haar von Manis zeigt jedenfalls eine sehr geringe Tieflagerung.

In betreff der Oberhaut dieser Form führe ich noch an, dass auch in schuppenfreien Teilen der Haut, z. B. an der Bauchfläche der Verhornungsprozess ein sehr intensiver ist. Infolge dessen besteht überall nicht nur ein stärkeres Stratum corneum, sondern die Schichtung der ganzen Oberhaut ist eine viel reichlichere als bei anderen Säugetieren, wenn ich von Pachydermen absehe. Ich habe darum von dieser Form ein Stück eines senkrechten Schnittes durch die Bauchhaut auf Taf. VIII, Fig. 7 abgebildet. Auf ein mehrschichtiges Stratum profundum, s. plasmaticum folgen 2—3 Zellenlagen, die ein Stratum granulosum (i) bilden. Hier treten in den Zellkörpern feine Keratohyalinkörner auf, welche in dichten Massen als sehr kleine Gebilde den ganzen Plasmakörper erfüllen. Die Kerne erfahren dabei eine Veränderung, insofern sie hell werden und nur einen starken Nukleolus enthalten. In den Zellen des darauf folgenden Stratum lucidum erkennt man die Kerne ebenfalls noch. In den Zellkörpern, die hellleuchtende Beschaffenheit zeigen, finden sich grössere Brocken von Keratohyalin. Gegen das Stratum corneum zu verschwinden erst die Kerne, dann die Keratohyalinbrocken und die Zellen, völlig verhornt, als ganz homogone stark glänzende Schüppchen, bilden fest zusammengefügt ein äusserst mächtiges Stratum corneum.

Von anderen Edentaten konnte ich leider nicht Hautstücke zur Untersuchung bekommen, doch standen mir Haare verschiedener Formen zur Verfügung, welche deshalb von Interesse sind, weil sie mannigfaltige Besonderheiten zeigen, die bei der phylogenetischen Ableitung der Haare zu berücksichtigen sind. Ich habe solche Haare einfach in Glycerin untersucht und dann in starker Kalilauge erhitzt, um die Zusammensetzung des Hornschaftes genau zu erkennen. Diese Verhältnisse sind schon von Welcker untersucht worden, aber zur Vergleichung der Haare mit den Federn verwandt worden. Im folgenden möchte ich den Thatbestand mitteilen und dann beleuchten, ob eine solche Vergleichung Berechtigung hat.

Tamandua u. Myrmecophaga jubata.

Tamandua und Myrmecophaga jubata besitzen lange spindelförmige Haare. Die mittlere Verdickung, die sich nach der Spitze zu verjüngt, beruht auf einer voluminöseren Ausbildung der Rinde des Schaftes; das Oberhäutchen ist ebenso einfach, wie z. B. beim menschlichen Haare. Die Verhältnisse hier sind also mit den bei Ornithorhynchus geschilderten Befunden zu vergleichen und auf dieselben Ursachen zurückzuführen: es handelt sich um einen während der Ausbildung des Haarschaftes sich allmählich steigernden und dann wieder an Intensität abnehmenden Verhornungsprozess. Die Haare von Bradypus und Choloepus zeigen bekanntlich eine besondere Beschaffenheit. Sie sind ganz trocken

und rauschen beim Schütteln wie dürres Heu. Es rührt dies von Luftbläschen her, welche in reichlichen Massen in den äusseren Teilen des Schaftes zwischen dessen Hornschüppchen eingelagert sind. Die genaueren Befunde sind folgende:

Bradypus. Bradypus torquatus hat lange Haare, welche als dünne drehrunde Schäfte aus dem Follikel treten, allmählich spindelförmig anschwellen und dann spitz enden. Ein Mark ist in $^2/_3$ der Länge nachweisbar und besteht aus blasigen pigmentierten, horizontal übereinander geschichteten Zellen. Die Rinde besteht aus langen spindelförmigen Hornzellen, welche von der Mitte der Anschwellung des Haarschaftes bis zu dessen Spitze pigmentiert sind. An der verdickten Stelle des Schaftes zeigt die Rinde einen etwas grösseren Durchmesser. Hauptsächlich aber wird die Verdickung durch das Oberhäutchen hervorgebracht. Dasselbe besteht aus sehr grossen Schuppen, die sich nicht dachziegelartig decken, sondern infolge ihrer zahlreichen Ausbildung eine horizontale Anordnung am Haarschaft behalten. Zwischen diesen Schuppen finden sich zahlreiche Luftblasen. Eine solche Ausbildung zeigt das Oberhäutchen nur an der verdickten Partie des Schaftes. An der Spitze, sowie seinem basalen dünnen Teil sind die Zellen des Oberhäutchens ebenso klein ausgebildet und decken sich dachziegelartig, wie bei anderen Haaren.

Bradypus tridactylus hat Haare, die allmählich anschwellen und sich dann rasch zur Spitze verjüngen. Auch hier ist die Anschwellung durch die gleiche Ausbildung des Oberhäutchens bedingt, wie bei der zuvor beschriebenen Form. Seine Zellen sind an diesem Teil des Schaftes horizontal um den Schaft angeordnet.

Choloepus. Choloepus didactylus hat kleine lockige Haare. Die Anschwellung des Schafts tritt wenig hervor, da an ihrer Stelle die Rinde desselben verdünnt ist. Das Oberhäutchen ist sehr verstärkt und lässt ausser den horizontal gestellten grossen Schuppen noch eine feine Schicht platter Schüppchen an der Oberfläche erkennen. Dass die erste Schicht nicht etwa der Rinde zugehört, ergiebt sich daraus, dass sie nach der Basis, wie nach der Spitze des Schafts in die kleinen Schüppchen des Oberhäutchens direkt übergeht. Es sind hier die zwei dem letzteren zukommenden Zellenlagen auf dem Haarschaft geblieben, während gewöhnlich die oberflächlichste Lage abschilfert. Bei der Besprechung des Befunds bei der Katze komme ich darauf zurück (vergl. Taf. IX, Fig. 11, wo die beiden Lagen des Oberhäutchens dargestellt sind).

Choloepus Hoffmanni zeigt Kannellierungen am Haarschaft, welche durch die Rindenschicht verursacht sind. Das Oberhäutchen ist wie bei Choloe-

pus didactylus beschaffen. Im allgemeinen ist die Verdickung des Oberhäutchens bei Choloepus lange nicht so stark wie bei Bradypus. Doch findet man bei beiden Luftbläschen zwischen seinen Elementen.

Aus diesen Ausführungen ergiebt sich, dass die Eigentümlichkeiten im Bau des Haarschaftes bei Edentaten nur auf spezieller Ausbildung des Oberhäutchens beruht, die sich anatomisch zwanglos in den Bau des typischen Haares einreiht und keine Beziehung zu Vogelfedern erkennen lässt. Denn bei der Differenzierung der Fahne der Feder ist nicht nur ein Oberhäutchen beteiligt, sondern die Rinde des Federschafts nimmt daran wesentlichen Anteil.

Hypudaeus.

Hypudaeus. Die glatte Epidermis zeigt bei Hypudaeus an der Körperoberfläche eine ziemlich gleichartige Ausbildung. An der Rücken- wie Bauchfläche des Körpers zeigt sich ihre Basis stets ganz glatt, Koriumpapillen sind an behaarten Körperstellen nirgends entwickelt. Die Schichten an der Oberhaut sind nicht zahlreich. Am Rücken finde ich z. B. das Stratum profundum s. plasmaticum nur aus 2—3 Zellenlagen bestehend. Dabei ist die basale Lage aus kubischen, zuweilen sogar abgeplatteten Elementen zusammengesetzt, nirgends fand ich hohe Cylinderzellen. Das direkt sich anschliessende Stratum corneum besteht aus circa 4—6 Lagen glatter Hornschüppchen. Wenn Unebenheiten der basalen Fläche bestehen, so erscheinen sie stets als Runzelbildungen, wie sich aus der Serie ergiebt, niemals als Papillen der Lederhaut. In der gleichen Weise zeigt sich auch die Oberhaut an der Bauchfläche des Tieres.

Am Schwanz sind bekanntlich Schuppen entwickelt. Dieselben zeigen an ihrer freien Oberfläche eine etwas dickere Epidermis. Hier besteht das Stratum profundum aus 4—5 Lagen, während das Stratum corneum 8—10 Lagen besitzt. Auffallend erschien mir, dass, obgleich alle Hautstücke bis zum Einschluss der Schnitte in Balsam ganz gleich behandelt waren, an den Schnitten der Rücken- und Bauchhaut nirgends zwischen Stratum plasmaticum und corneum ein Stratum granulosum und lucidum eingeschaltet war. Dagegen bestand ein deutliches aus 2—3 Zellenlagen zusammengesetztes Stratum granulosum an den Oberflächen der Schuppen am Schwanz an vielen Stellen, aber nicht durchgehends. Besonders war es entwickelt an der Dorsalfläche des Schwanzes, während es an der Ventralfläche meistens fehlte. Ebenso vermisste ich dasselbe an der Epidermis der Schuppentaschen, d. h. der Einsenkungen zwischen den Schuppen. Hier war auch die Dicke der Oberhaut geringer als an den freien Oberflächen der Schuppen.

Die Haare von Hypudaeus zeigten ein Verhalten im Bau des Haarschaftes, das mir von Bedeutung zu sein scheint. Am schönsten tritt es hervor an den

grossen Mittelhaaren, welche am freien oder hinteren Rande der Schuppen sich finden.

Das mir vorliegende Exemplar besitzt hier sehr gut ausgebildete Papillenhaare (es war im Mai getötet worden).

An einem Querschnitte durch den Haarfollikel, etwa in der Mitte seiner Länge lässt es im Centrum den oval ausgebildeten Haarschaft erkennen. In dessen Mitte sieht man ein spärliches Mark, aus 2—3 Zellen mit kugligem Kern und Keratohyalinkörnchen enthaltendem Zellkörper bestehend. Es besitzt gegen die Haarrinde eine unregelmässige Oberfläche, die auf dem Schnitt als ebensolche Linie erscheint. Die Rinde des Schaftes ist gelb und sehr stark glänzend, besteht aus zwei scharf getrennten Teilen, die auf dem Querschnitt konzentrisch umeinander liegen. Der innere Teil zeigt die Querschnitte längsverlaufender spindelförmiger Zellen, die gänzlich verhornt sind, sodass ihre Grenzen vielfach ganz verwischt sind. In vielen Haarquerschnitten ist dieser Teil des Schafts mit zahlreichen dunklen Pigmentkörnchen reichlich erfüllt. Dieser Teil der Rinde ist der bei weitem mächtigste Teil des Haarschaftes. An ihn schliesst sich nach aussen eine viel dünnere, durch eine sehr scharfe Grenzlinie von ihm getrennte äussere Schicht des Haarschaftes an, welche ganz homogen, pigmentlos erscheint. Auch diese besteht aus gänzlich verhornten Zellen, wie man aus bisweilen hervortretenden feinen konzentrischen Linien in dieser Zone erkennt. Solche Linien sind als Zellgrenzen zu betrachten und sie zeigen uns, dass in diesem Teile des Haarschaftes die Zellen nicht der Länge nach angeordnete Spindelzellen darstellen, sondern, dass hier ringförmig um den Haarschaft gelagerte Elemente bestehen. Auch diese sind vollkommen verhornt, sodass man von Zellkernen nichts mehr nachweisen kann. Die Haare von Hypudaeus sind am Körper nach de Meijere in Gruppen angeordnet.

Am Schwanz bestehen Schuppen, auf welchen immer eine Gruppe von 3—7 Haaren steht. Hinsichtlich des Baues zeigen sie das gewöhnliche Verhalten. Taf. VIII, Fig. 13 ist der Querschnitt eines Haarfollikels dargestellt. Derselbe entstammt einem Beihaare von einer Haargruppe des Schwanzes. Man erkennt im Centrum den Haarschaft mit dem Oberhäutchen. An dasselbe schliesst sich die Haarscheide mit ihren zwei Schichten an und die Wurzelscheide schliesst den epithelialen Teil des Follikels ab. An manchen, aber nicht an allen Haaren und zwar unregelmässig besteht eine mächtigere Ausbildung des Oberhäutchens, die an die Zustände bei Bradypus und Choloepus erinnern. Das Oberhäutchen besteht aus zwei Schichten und die Zellen der inneren sind in grosser Zahl ausgebildet wie dort. Doch fand ich niemals Luftbläschen zwischen denselben

und in der Regel beschränken sie sich auf den im Follikel steckenden Abschnitt des Schaftes. Am freien Haar ist das Oberhäutchen einfach.

Die beiden Schichten des Oberhäutchens habe ich von einem Haar des Marders auf Taf. IX, Fig. 10 dargestellt. Es wird hier die äussere Schicht am freien Haarschaft abgeschilfert und nur die innere stellt das bleibende Oberhäutchen dar. In den Zellen der äusseren Schicht der Haarscheide liegen den Kernen angeschlossen hier und da noch grosse Keratohyalinbrocken: der Verhornungsprozess ist noch nicht ganz abgeschlossen.

Von Hautdrüsen bestehen hier bekanntlich die alveolären Talgdrüsen, die in grösserer Zahl in jeden Haarfollikel münden, ausserdem tubulöse Drüsen mit sehr weitem Lumen und leicht korkzieherartig gewunden, aber keine Knäuel bildend. Sie liefern ein trübes fettiges Sekret, das man im Lumen als feine Körnchen nachweisen kann. Diesen letzteren Drüsen kommt ein Belag von glatten Muskelzellen zu, der den alveolären Talgdrüsen fehlt. Die tubulösen Drüsen münden zuweilen dicht an der Mündung des Haarfollikels aus, oft auch münden sie selbständig an der freien Oberfläche der Haut.

Katze. Die Oberhaut der Katze zeigt an behaarten Körperstellen nur eine sehr geringe Dicke. Ihr Stratum plasm. s. prof. zeigte bei einer erwachsenen Katze, welche im Juni getötet wurde, in der Rückenmitte eine Mächtigkeit von 4—6 Zellenlagen, während das darauf folgende Stratum corneum aus 6—10 Zellenlagen bestand. Ein Stratum granulosum fand ich nicht, während ein solches an der völlig gleich behandelten Oberhaut der haarlosen Fusssohlenfläche sehr wohl entwickelt war. Die Basis der Oberhaut fand sich an behaarten Stellen des Rückens und Bauchs ganz glatt, abgesehen von den Haarbälgen und Drüsenmündungen. Lederhautpapillen waren nicht vorhanden. Katze.

Es soll damit natürlich nicht gesagt sein, dass ein Stratum granulosum hier nie bestände, oder dass der Verhornungsprozess sich in anderer Weise vollzöge, als das bekannt geworden ist. Vielmehr widerlegt sich dies direkt durch den Befund an einer anderen Katze, welche im April getötet wurde. Hier zeigte sich auch an der Rückenhaut ein sehr deutliches Stratum granulosum ausgebildet. Es bestand aus zwei Zellenlagen und zeigte die bekannte Beschaffenheit. Das Stratum profundum oder plasmaticum besteht aus 2—4 Lagen, an sie schliesst sich das Stratum granulosum in der Form an, dass zwei Lagen grosser leicht abgeplatteter Zellen auftreten, deren Kerne sehr gross und ganz unverändert, central angeordnet sind. Vor allem muss ich hervorheben, dass eine nachweisbare Verminderung des Chromatingehaltes am Kern nicht besteht. Der Zellkörper ist dicht mit stark glänzenden Körnern von verschiedener Grösse

und Form erfüllt. An diese Schicht schliesst sich das Stratum corneum an, das nur aus wenigen Zellenlagen besteht und keine Besonderheiten zeigt.

Die Haare der Katze habe ich genauer untersucht, weil bei diesem Tier histologisch viele Details hervortreten, die bei anderen Formen nur schwer zu erkennen sind. Auf Taf. IX, Fig. 11 ist ein Längsschnitt durch das untere Ende eines Haarfollikels in seinem epithelialen Teil dargestellt und zwar ist es einem Tasthaare der Oberlippe entnommen. Man findet hier bekannte Verhältnisse. Es kommt nur auf drei Punkte im wesentlichen an: 1. erkennt man bei X wieder die Stelle, wo die Wurzelscheide in die Haarscheide umbiegt; 2. besteht die Haarscheide hier in der Tiefe aus vielen Zellenlagen, von welchen die äusseren nach oben zu zuerst verhornen. Dann besteht die Henle'sche und die Huxley'sche Schicht der Haarscheide noch eine kurze Strecke weit aus mehreren Zellenlagen, etwas höher aber lassen sie nur je eine Zellenlage erkennen und erreichen gänzlich verhornt ihr freies Ende; 3. wird das Oberhäutchen aus zwei Zellenlagen zusammengesetzt, welche sich in der Tiefe aus den indifferenten Epidermiszellen herausbilden. Die tiefe, dem Haarschaft unmittelbar angeschlossene Lage bildet das bleibende Oberhäutchen, die oberflächliche wird in Form kleiner Schüppchen abgeschilfert. Das letztere Verhalten ist auf Taf. IX, Fig. 2 dargestellt. Diese und Fig. 3 stellen die Mündung eines Haarfollikels im Längsschnitt dar.

Fig. 2 ist dem Mittelhaar einer Haargruppe vom Kopf einer wenige Wochen alten Katze entnommen und zeigt neben dem bereits angeführten Verhalten des Oberhäutchens das freie Ende der Haarscheide. Oberhalb derselben bis zur Talgdrüsenmündung findet sich noch nicht ein stärkeres Stratum corneum der Wurzelscheide entwickelt, wie dies bei älteren Haaren der Fall ist. Die Talgdrüsen zeigen einen Befund, der sich an das bei Dasypus Geschilderte (Taf. IX, Fig. 8) anschliesst. Dort sieht man, dass die Talgdrüsen Ausbuchtungen der Wurzelscheide sind, hervorgebracht durch Vermehrung und Volumenzunahme der Zellen des Stratum granulosum. Hier haben sich diese Zellen noch reichlicher ausgebildet und erfüllen die ganzen Ausbuchtungen, erstrecken sich auch bis zum Lumen des Haarfollikels. Sie haben also die freie Oberfläche der Oberhaut erreicht. An Figur 3 sind diese Drüsen aber noch von vielen Zellenschichten überlagert; es handelt sich nicht etwa um einen seitlichen Schnitt. Diese Abbildung ist einem grossen Sinushaare der Oberlippe von einer erwachsenen Katze entnommen. Hier ist das stärkere Stratum corneum auf der Wurzelscheide (c) zwischen dem freien Ende der Haarscheide und den Talgdrüsen sehr mächtig ausgebildet.

Von der Katze habe ich ferner an Embryonen von 8 cm Länge die

Anordnung der ersten Haaranlagen untersucht und auf Taf. VIII, Figg. 8 und 9 dargestellt.

Leydig hat schon angegeben, dass er die ersten Haaranlagen bei verschiedenen Säugetieren in Längsreihen angeordnet gefunden habe. Ich fand nun ähnliches bei kleinen Embryonen von der Katze, während ältere Embryonen bereits eine gleichmässige Verteilung der Haaranlagen über den Körper erkennen liessen. Nun bekam ich Embryonen eines Wurfes, von welchen zwei auf den angegebenen Abbildungen wiedergegeben sind. Auf Figur 8, welche die Rückenfläche des betreffenden Embryo darstellt, erkennt man, dass mehrere regelmässige Längsreihen von Haaranlagen bestehen, eine mediane ist in unregelmässige Längsgruppen zerteilt und ebenso bestehen jederseits von dieser einige Längsgruppen, welche nicht mehr einheitliche Reihen bilden. Lateral davon bestehen aber jederseits zwei noch fast ganz geschlossene Längsreihen. Auch Fig. 9, die einem Geschwister des vorhergeschilderten Objekts entnommen ist, zeigt auf der Rückenfläche keine geschlossenen Reihen mehr, sondern diese sind zu lauter kleineren Längsgruppen zerteilt.

Man erkennt hieraus, dass von vorneherein nicht ein gleichmässig verteiltes Haarkleid angelegt ist, sondern dass dasselbe durch Zerteilung von Längsreihen erst ausgebildet wird. Diese Zerteilung hat man sich so vorzustellen, dass bei dem Gesamtwachstum des embryonalen Körpers die Haut ungleichmässig mitwächst und ausgedehnt wird. Eine Trennung dicht zusammenliegender Teile kommt dann dadurch zu stande, dass der dazwischen liegende Hautbezirk ein grösseres Flächenwachstum erfährt. Auch die auf Fig. 9 noch bestehenden Längsgruppen werden zerteilt und es besteht dann ein gleichmässiges Kleid von Einzelhaaranlagen. Dadurch, dass von diesen aus Seitenfollikel aussprossen, bilden sich erst die späteren Haargruppen, die also nicht etwa in den ersten Längsreihen vorgebildet sind. Dieser letzte Entwickelungsmodus ist ebenfalls von der allergrössten Bedeutung: Den Ausgangspunkt einer Haargruppe bildet ein Einzelhaar. Dadurch, dass dessen Follikel nahe an der Stelle, wo er mit der Oberhaut zusammenhängt, weitere Sprossen treibt, die wieder zu Haarfollikeln werden, kommt eine Haargruppe zustande. Ich habe dies von der Maus schon früher abgebildet. de Meijere hat es bei einigen Formen beschrieben und frühere Beobachter gaben es auch schon an. Bei der Katze konnte ich es ebenfalls mit Sicherheit nachweisen, ebenso beim Hunde.

Hund. Vom Hunde habe ich die Haare in allen Entwickelungsstadien untersucht und finde die ersten Anlagen auch hier als rein epidermoidale und zwar bildet sich eine scharf begrenzte Gruppe von hohen Cylinderzellen aus der Hund.

basalen Zellenlage der Epidermis, die eine auffallende Ähnlichkeit mit der Anlage eines Hautsinnesorganes von Fischen und Amphibien zeigt. Von einer Papille ist noch nichts zu sehen, sie bildet sich erst zu einer Zeit, wo die Anlage des Haarfollikels weit in die Tiefe gerückt ist und die Anlage des Haarschafts sich zu bilden beginnt. Auch hier treten die ersten Haaranlagen am Kopfe auf und zwar sind es die grossen Sinushaare, welche dem übrigen Haarkleide vorauseilen. Indem ich bei diesen auf das Verhalten der Nerven achtete, fand ich die gleichen Zustände, wie ich sie früher bei Talpa schilderte, d. h. zu den die epidermoidale Haarknospe zusammensetzenden Zellen verlaufen direkt keine Nervenfasern. Die starken Zweige des Trigeminus, welche den Haarfollikel später versorgen, teilen sich schon jetzt, nachdem sie die subepitheliale Zellenmasse, die Anlage der Haarbalgscheide, erreicht haben, in divergierende, die Haarbalganlage umgreifende Äste; diese Verhältnisse habe ich von Talpa schon abgebildet (Morphol. Jahrb. Bd. XVIII, Taf. XXIV, Figg. 2 und 4). Ich habe dem hier nichts Neues hinzuzufügen.

Der Hund besitzt bekanntlich auch eine ausgesprochene Gruppenanordnung der Haare. (de Meijere.) Diese bildet sich aber aus einem Zustande heraus, in welchem die Haare einzeln gleichmässig zerstreut (auf dem ganzen Rücken z. B.) angeordnet sind. Beim jungen Hunde besteht dieser Zustand noch. Dann sprossen von den Einzelhaarfollikeln seitliche Nebenfollikel aus und zwar zum Teil jederseits einer, so dass eine Gruppe aus drei Haaren, einem Mittel- und zwei Nebenhaaren besteht; oft bilden auch mehr Haare eine Gruppe, dadurch, dass 3—6 Nebenhaare gebildet werden. Ich möchte hier schon die grosse Bedeutung dieses Vorgangs betonen. Eine solche Vermehrungsweise von Integumental- und Epidermisorganen findet sich niemals bei Schuppen, Perlorganen oder Federn, sie ist in ähnlicher Weise nur bei Hautsinnesorganen der Fische und Amphibien nachweisbar. Man kann diese Erscheinung als eine Neuerwerbung des Haarkleides betrachten. Dann ist man allerdings rasch mit der Beurteilung solcher Vorgänge fertig. Man vergisst aber, dass wirklich Organe bei niederen Formen bestehen, die sich damit vergleichen lassen und diese Übereinstimmung erhält unseres Erachtens einen grossen Wert, wenn sie das Glied einer Kette von Thatsachen bildet, welche einen sehr innigen Anschluss der Haare an die Hautsinnesorgane gestatten. Ich werde des weiteren noch auf ähnliche solche Punkte zurückkommen.

Der Bau des ausgebildeten Haares vom Hund zeigt die bekannten Verhältnisse. Auf Taf. VIII, Fig. 12 bilde ich den Querschnitt durch die Mitte

eines Haarfollikels ab, der einem Rückenhaar vom halbwüchsigen Tier entstammt. Es wird hierdurch ein Normalhaar dargestellt. Man erkennt die Wurzel- und die Haarscheide. Letztere setzt sich aus der Henle'schen und Huxley'schen Schicht zusammen, welche beide aus je einer Zellenlage bestehen. Innerhalb der letzteren folgt das Haar mit seinem Oberhäutchen, das auch hier aus zwei Schichten besteht. Die äussere wird am freien Haare abgeschilfert, wie ich dies bei der Katze schon angab. Die innere ist das bleibende Oberhäutchen. Wenn dasselbe auf dem Querschnitt mehrschichtig erscheint, so ist das nur Täuschung. Die Zellschüppchen schieben sich hier reichlich und dicht von unten nach oben übereinander und daher werden im Querschnitt oft mehrere getroffen. Sie bilden thatsächlich nur eine einzige Lage. Der Haarschaft lässt die Rinde und das Mark unterscheiden. Der Verhornungsvorgang in diesen beiden Teilen ist bekannt (Waldeyer, Schultze, Leydig, Götte, Unna u. a.). Ich möchte hier nur darauf hinweisen, dass in den zur Rinde werdenden spindelförmigen Zellen die Hornsubstanz in Form von Fibrillen im Zellkörper zur Ausbildung kommt. Die punktförmigen Querschnitte derselben erkennt man auf der Figur. Das Mark besteht aus kugeligen Zellen, in deren Plasmakörper Keratohyalinkörner auftreten; der weitere Verhornungsprozess aber bleibt unvollständig und die Zellen erfahren eine teilweise Eintrocknung. Auf Taf IX., Fig. 4 ist die obere Hälfte mit der Mündung eines Haarfollikels im Längsschnitt dargestellt. Die Haarscheide (H) erstreckt sich etwas über die Talgdrüsenmündung in die Höhe. Unter dieser Mündung besteht auch hier bereits der kurze mit starkem Stratum corneum versehene Abschnitt der Wurzelscheide (c).

Hinsichtlich der Hautdrüsen des Hundes weise ich noch auf die bekannten Thatsachen hin, dass den Talgdrüsen welche an allen Haarfollikeln auftreten, niemals ein Belag glatter Muskelzellen zukommt. Die Schweissdrüsen bilden sich zum Teil selbständig, zum Teil stehen sie mit den Haarfollikeln in Beziehung (de Meijere). Sie sind immer sehr weite, wenig gewundene Schläuche, die stets einen Belag glatter Muskelzellen besitzen.

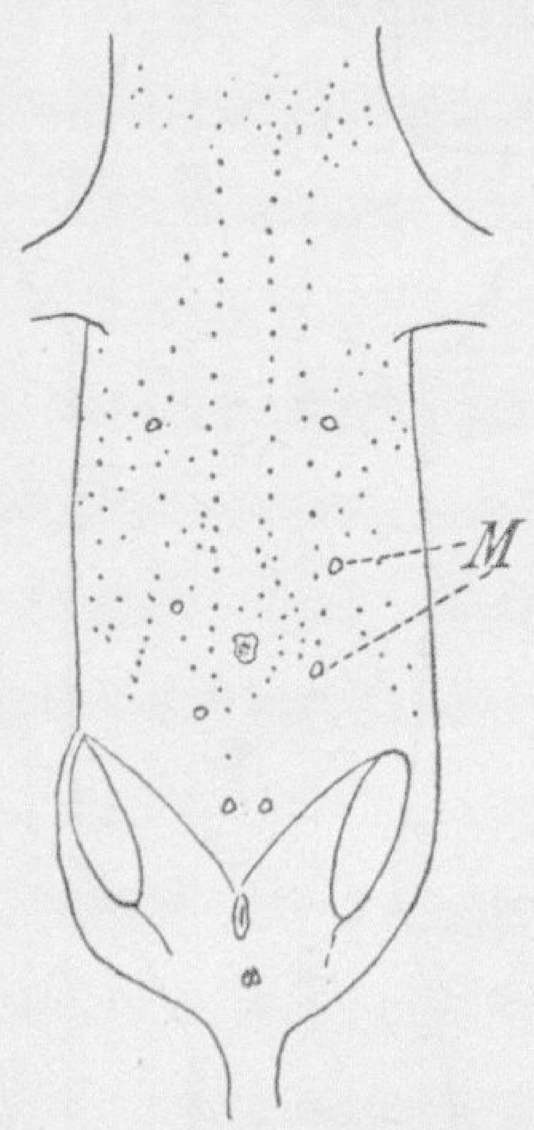


Fig. 15.
Ventrale Rumpffläche eines Embryo von Canis vulpes. Die Punkte stellen Haaranlagen in ihrer Reihenanordnung dar. *M*: Mammarorgane.

Im Anschluss an die Verhältnisse vom Hund teile ich noch einen Befund beim Fuchsembryo mit, welcher die Anordnung der ersten Haaranlagen betrifft. Canis vulpes.

Textfig. 15 zeigt einen solchen Embryo von 8 cm Länge von der Bauchfläche gesehen. M sind die Anlagen der Mammarorgane. Die Punkte stellen

Haaranlagen dar und es mag dies Bild eine Ergänzung zu dem auf Figg. 8 und 9 der Taf. VIII dargestellten Befunde von Katzenembryonen sein. Man erkennt auf Textfigur 15 die Haaranlagen noch in Reihen. Besonders bestehen zwei solcher jederseits von der Mittellinie, aber die weiter lateral gelegenen Reihen sind bereits aufgelöst.

Coelogenys Pacca.

Zur Vergleichung mit diesem Befund beim Fuchsembryo bilde ich das Verhalten von einem Embryo von Coelogenys Pacca ab (Textfigur 16). Hier bestehen neben zahlreichen kleinen Haaranlagen die auf der Figur durch Punkte dargestellten grossen Haare, deren Schaft schon aus den Follikeln hervortritt. Man erkennt jederseits eine ventrale Seitenlinie, welche sich nach hinten auf den Oberschenkel fortsetzt; ferner bestehen an der Vorderextremität zwei Reihen, deren vordere sich von einer an der Seitenfläche des Halses beginnenden Linie her auf die Extremität fortsetzt. Auf die an Unterlippe und Kinn bestehenden Haarreihen (li und sm) komme ich später zurück.

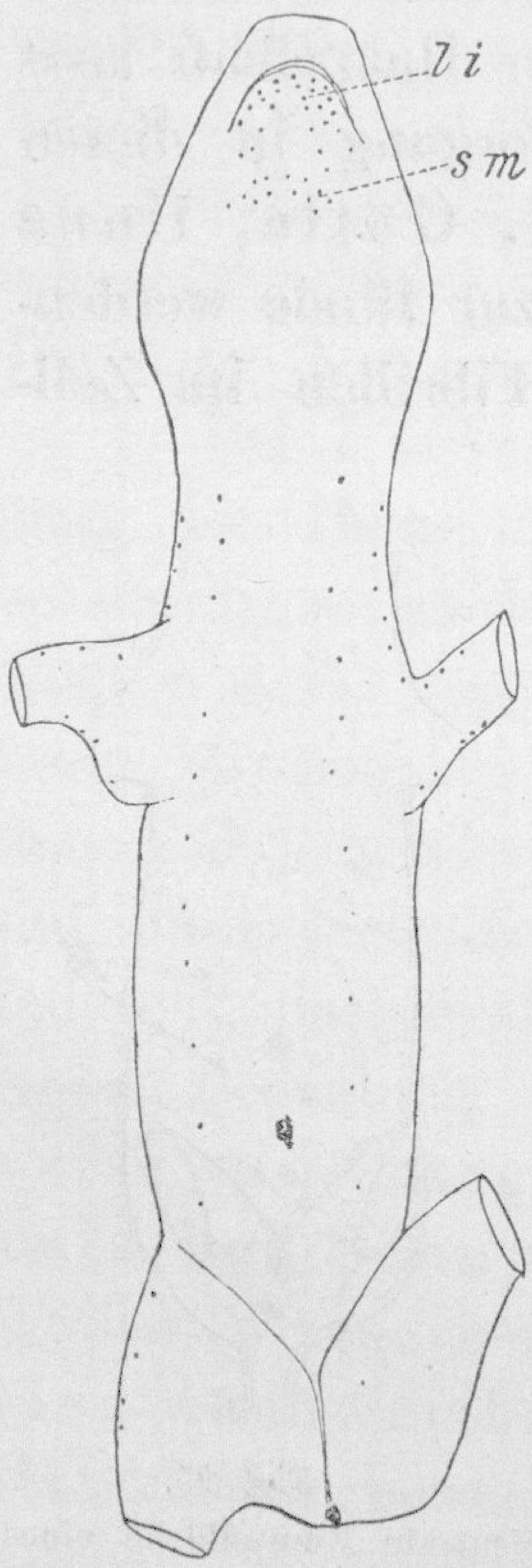


Fig. 16.
Embryo von Coelogenys Pacca. Die Punkte stellen die Anlagen grosser Haare dar. *li*: Pili labiales inferiores; *sm*: Pili submentales.

Homo sapiens.

Die ersten Anlagen der Haare habe ich im Hinblick auf ihre Übereinstimmung mit den Anlagen der Hautsinnesorgane bei Fischen und Amphibien schon früher von verschiedenen Säugetieren abgebildet. Es sind dort: Talpa, Erinaceus, Dasyurus, Perameles, Felis catus domesticus, Mus musculus besprochen. Hier konnte ich Manis, Echidna und Hund noch hinzufügen und fand die gleichen Verhältnisse. Da ich Gelegenheit hatte, gut konservierte Embryonen des Menschen zu untersuchen, möchte ich die hier bestehenden Befunde noch zu weiterer Ergänzung mitteilen.

Auf Taf. IX, Figg. 6 und 8 bilde ich senkrechte Schnitte von Haaranlagen des Menschen in zwei Stadien dar, welche einem Embryo vom sechsten Monat entnommen sind. Beide sind Anlagen von Kopfhaaren. Fig. 6 zeigt die Epidermis schon vielschichtig. Die Haaranlage (H) stellt eine ausschliessliche Umbildung der Zellen der tiefsten Zellenlage dar, deren Elemente in einem scharf abgegrenzten Bezirk zu langen fadenförmigen Zellen ausgewachsen sind. Die ganze Anlage stimmt völlig mit der Anlage eines Hautsinnesorganes bei Fischen und Amphibien überein. Das unterliegende Korium lässt noch gar keine

Beteiligung an der Zusammensetzung der Anlage erkennen. Nervenfasern konnte ich nicht zu diesem Gebilde verlaufend nachweisen. Fig. 7 zeigt einen etwas weiter in seiner Entwickelung fortgeschrittenen Haarfollikel. Derselbe ist stark in die Tiefe gewachsen. Er besteht in seiner Hauptmasse aus gleichartig rundlichen Epidermiszellen, in der Tiefe aber, wo noch keine Spur eines Haarschaftes besteht, sieht man noch ebenso die scharf abgegrenzte Epithelknospe (H), wie auf Fig. 6. Eine Papille ist noch nicht vorhanden, das Korium bildet, den Follikel gleichmässig umschliessend, die Anlage der Haarbalgscheide. An dem Punkte, wo sich die Haarpapille in der Folge bilden wird (x), erkennt man noch nicht einmal eine Vermehrung der Koriumelemente

Dieser Befund ist deshalb bedeutsam, weil in dieser Form der Haaranlage wieder nicht die geringste Ähnlichkeit mit der Anlage einer Reptilienschuppe oder Vogelfeder gegeben ist. Wenn man den Entwickelungsmodus als coenogenetisch modifiziert bezeichnen will und doch die alte Ansicht der Homologie von Feder und Haar festhält, so ist das jedenfalls kein durch die Thatsachen berechtigter Standpunkt. Dies ist vielmehr eine ganz unbegründete Hypothese, die zu e i n e r e x a k t e n F o r s c h u n g nicht passen will, besonders wenn man bedenkt, dass bei niederen Wirbeltieren in den Hautsinnesorganen Gebilde entstehen, deren Anlage sich genau ebenso verhält wie die Anlage eines Säugetierhaares.

Vom erwachsenen Menschen bilde ich auf Taf. IX, Fig. 1 die Mündung eines Kopfhaarfollikels im Längsschnitt ab. Auch hier erkennt man oberhalb des freien Endes der Haarscheide (H s) bis zur Mündung der Talgdrüsen (t) das Stratum corneum der Wurzelscheide verdickt und unregelmässig gestaltet (c).

Die Talgdrüse zeigt eine periphere Zellenlage, der basalen Epidermisschicht entsprechend, aus rundlichen Zellen bestehend. Auf diese folgen erst die talghaltigen Zellen. Aus dieser Anordnung ergiebt sich die Berechtigung, die Talgzellen als mächtig vermehrte Elemente des Stratum intermedium (granulosum) der Epidermis zu betrachten. Glatte Muskelzellen fehlen gänzlich, während sie an den Schweissdrüssen einen einheitlichen Belag darstellen.

Über den Haarwechsel habe ich keine neuen Angaben zu machen. Ich verweise darüber auf die letzte, diese Frage betreffende Arbeit von S c h w a l b e. S c h w a l b e hat bei unseren winterweissen Säugetieren einen zweimaligen völligen Haarwechsel nachgewiesen. Im Sommerkleid bilden sich von vornherein pigmentierte, im Winterkleid pigmentlose Haare aus. Ein Ausbleichen oder Nachfärben findet niemals statt. Während der Wintermonate sistiert die pigmentbildende Thätigkeit der Haut. — Man hat bekanntlich Papillenhaare und Kolben-

haare (die Beethaare Unna's) unterschieden. Die letzteren gehen aus ersteren hervor, d. h. nach Ausbildung der Haare und nach gewisser Zeit ihres Bestehens atrophiert die Papille, das Haar rückt im Follikel in die Höhe und bleibt noch einige Zeit bestehen, während am Grund des Follikels die Anlage eines Ersatzhaares sich bildet. Daraus folgt erstens, dass ein Kolbenhaar nicht weiter wachsen kann, denn die ernährende Papille fehlt. Zweitens ergiebt sich hieraus, dass die Papille des Haares nur für ein spezielles Haar Bedeutung hat, nicht eine bleibende Einrichtung darstellt, wie sie in der Schuppen- und Federpapille besteht. Ich schliesse mich hierin der Ansicht an, die besonders Gegenbaur, Götte und Stieda vertreten. Die Auffassung Unna's von der Bedeutung des Beethaares kann ich ebensowenig teilen, wie die Auffassung Schwalbe's von der Bedeutung der Haarpapille. Schwalbe betrachtet letztere als etwas Konstantes, sie soll den Haarwechsel überdauern. Dem widersprechen die Thatsachen. Man sieht stets vor der Ablösung der Haare eine Atrophie der Papille eintreten und kann immer nachweisen, wie ein jedes neue Haar auch eine neue Papille bildet.

Die Tasthaare der Säugetiere in ihrer Anordnung.

Über den Bau der Tasthaare weiss ich dem Bekannten nichts Neues hinzuzufügen. Ich möchte nur darauf hinweisen, dass hinsichtlich des Baues der epidermoidalen Teile des Haares die Tasthaare mit den anderen Körperhaaren völlig übereinstimmen; nur sind alle Teile voluminöser ausgebildet. In den bindegewebigen Haarbalgscheiden treten Besonderheiten auf, insofern sich hier durch Wucherungen und Erweiterungen der Blutgefässe grosse sinuöse Räume ausbilden, welche diese Haare auch als Sinushaare bezeichnen liessen. In den letzten Tagen hat Arnstein eine wichtige Angabe gemacht, wonach in den Sinushaaren allein Tasteinrichtungen ausgebildet sind. Auf die morphologische Bedeutung gerade dieser letzten Thatsache komme ich später zurück.

Mir scheint besonders bedeutungsvoll die Anordnung dieser Sinushaare. Man hat schon öfter auf diese bei Säugetieren allgemein verbreiteten Bildungen hingewiesen, sie aber nur in systematischer Beziehung beachtet (Haacke). Als die primitive Art ihrer Anordnung betrachte ich die Reihenstelluug, und zwar derart, dass regelmässige Reihen von einzel gestellten Organen auftreten. Diese Reihen folgen in auffallender Weise dem Verlauf der Hautäste des Trigeminus. Die Reihen können lang gestreckt verlaufen, oder sie sind auf kleine Bezirke beschränkt, so dass die Haare Komplexe bilden, die aber unter keinen Umständen mit der Gruppenstellung der Körperhaare verglichen werden dürfen. Das ergiebt

sich schon aus der Entwickelung. Die Sinushaare entstehen stets getrennt von einander, jedes für sich und die Haare einer Reihe gleichzeitig, während eine Gruppe von Körperhaaren stets von dem ersten Mittelhaare aus später sich entwickelt. Jedes Sinushaar würde somit in der Anlage dem Mittelhaare einer Körperhaargruppe homolog sein, es bildet aber keine Nebenhaare. Hinsichtlich der Anordnung der Tasthaare habe ich eine Reihe von Säugetieren aus möglichst verschiedenen Gruppen untersucht und gebe in Folgendem eine Schilderung dieser Verhältnisse.

Nach der Anordnung unterscheide ich folgende Haar-Reihen oder -Komplexe.

1. Pili supraorbitales; 2. Pili infraorbitales; 3. Pili zygomatici; 4. Pili angulares; 5. Pili labiales superiores; 6. Pili labiales inferiores und 7. Pili submentales.

Diese Gebilde beziehen ihre Nerven vom Trigeminus und zwar die Pili supraorbitales vom Ram. supraorbitales des ersten Trigeminusastes, die Pili infraorbitales, zygomatici und labiales superiores vom zweiten Trigeminusaste: die infraorbitales und labiales superiores von den gleichnamigen Zweigen, die Pili zygomatici gehören dem Ram. subcutaneus malae zu, doch kommt hier auch der Ram. auriculo-temporalis des dritten Trigeminusastes in Frage. Vom letzteren Aste erhalten die Pili submentales und labiales inferiores ihre Nerven.

Diese Haare eilen dem allgemeinen Haarkleide in ihrer ersten Anlage voraus, sie sind die am frühsten beim Embryo auftretenden Haare. Dass sie mit grosser Konstanz nachweisbar sind, wurde schon von Haacke hervorgehoben. Bei Ornithorhynchus und Echidna habe ich sie vergeblich gesucht. Für einen Teil dieser Gebilde ist bei Ornithorhynchus allerdings durch die Umbildung der Kutis im Bereiche des Schnabels das Terrain genommen. Die Monotremen bilden aber hinsichtlich der Ausbildung des Integuments überhaupt keine primitive Gruppe, wie ich dies oben ausgeführt habe.

Bei Marsupialiern sind die Tasthaare am Kopf stets ausgebildet. Ich habe drei Vertreter dieser Tiergruppe auf Textfig. 17, 18 und 19, S. 290 abgebildet. Fig. 17 zeigt die Profilansicht des Kopfes von einem Beuteljungen von Didelphys, an welchem eine deutliche Reihenanordnung dieser Haare besteht. Die Pili supraorbitales bilden eine einzige Reihe, Pili infraorbitales sind nicht angelegt. Hier wie bei allen Formen bilden die Pili labiales superiores eine grössere Anzahl (hier fünf) übereinander gelegener, von hinten nach vorn horizontal verlaufender Reihen.

Die Pili labiales inferiores bilden nur eine Reihe. Die Pili zygomatici sind als zwei Reihen deutlich ausgebildet. Die Pili submentales bilden jederseits

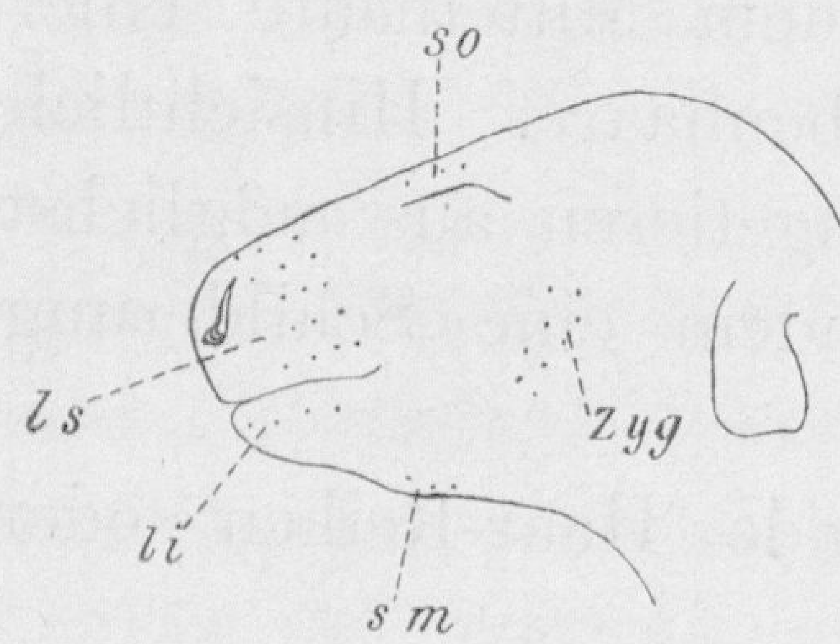


Fig. 17.
Didelphys, jung.

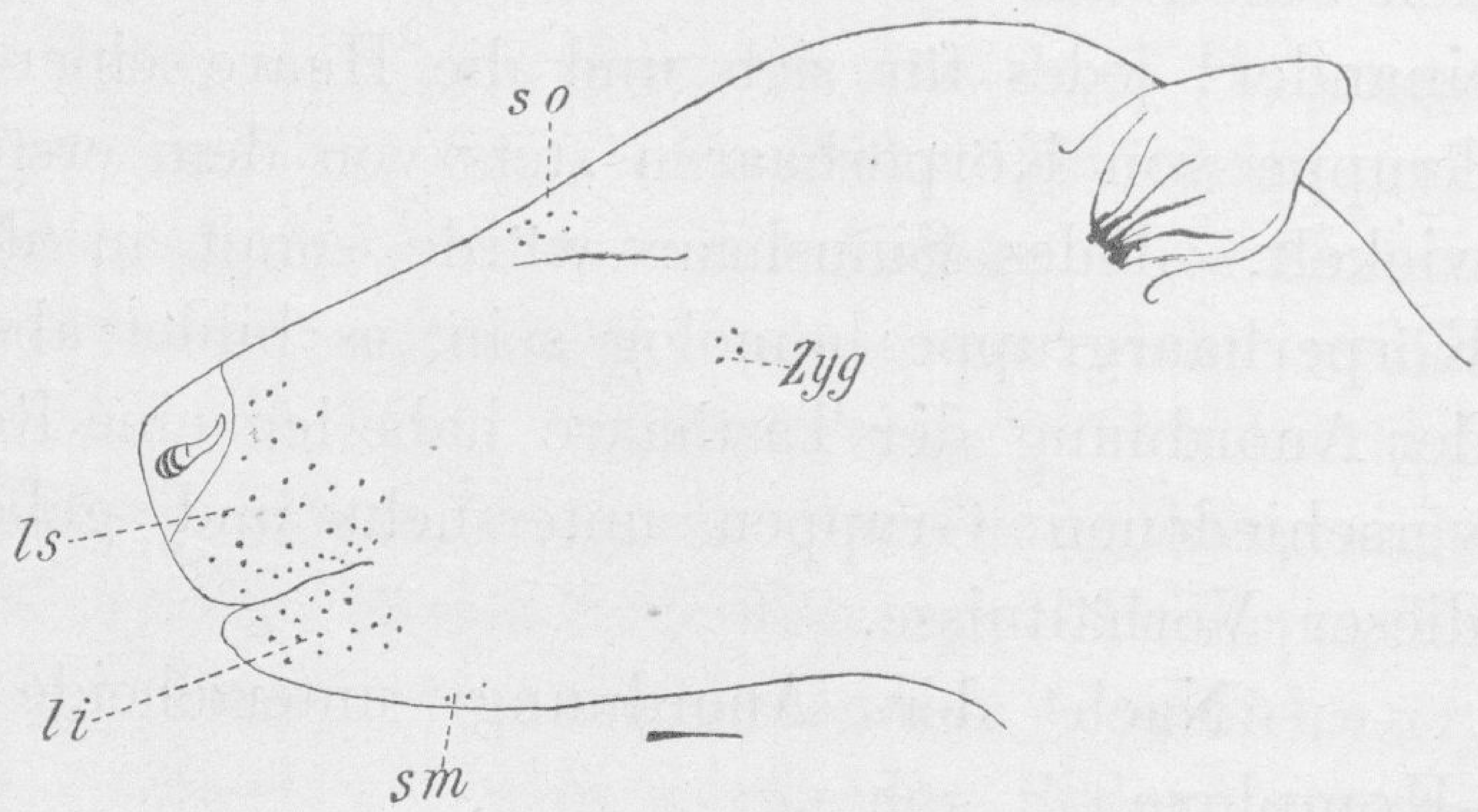


Fig. 18.
Halmaturus, jung.

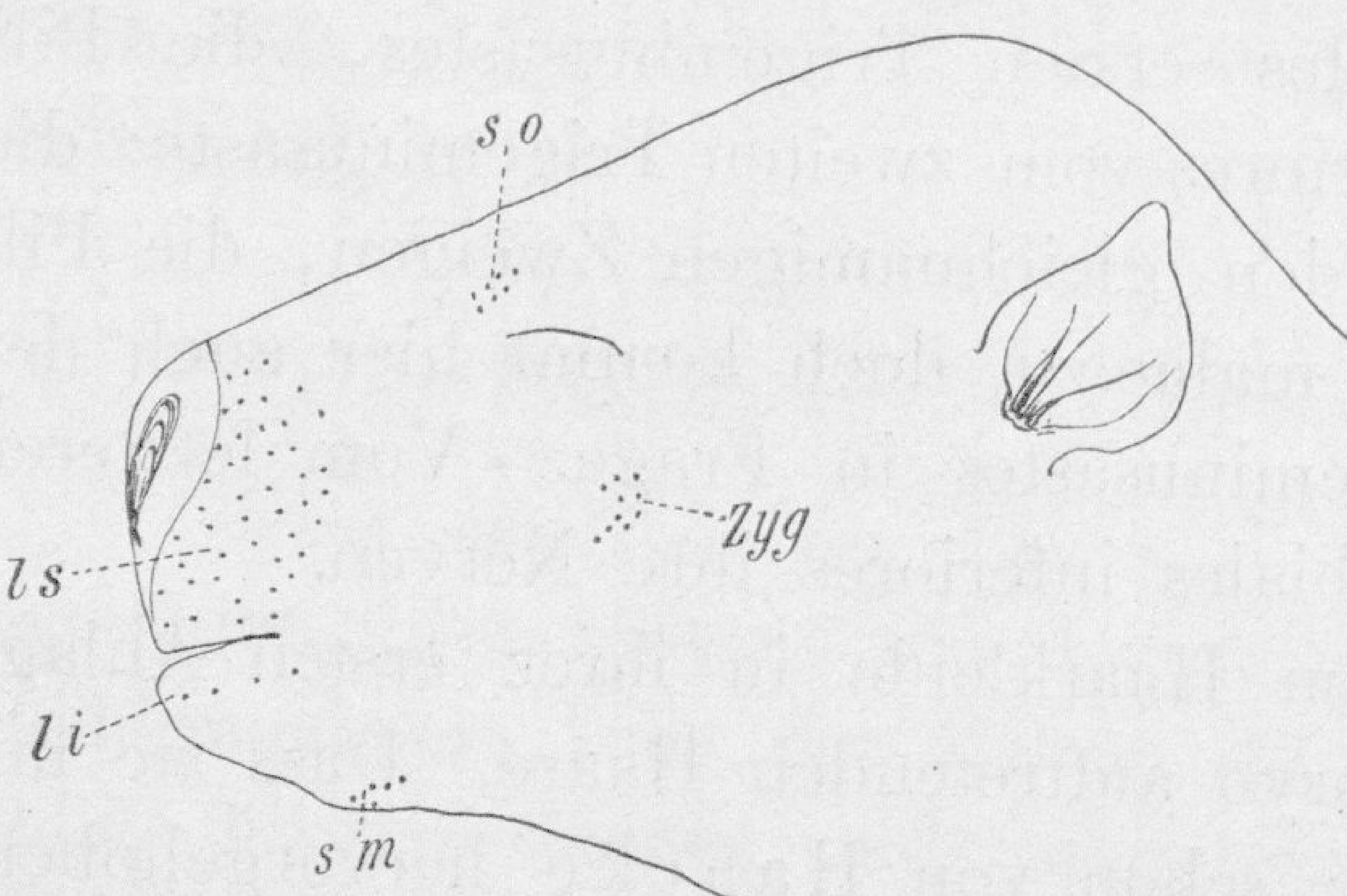


Fig. 19.
Phascolomys Wombat, jung.

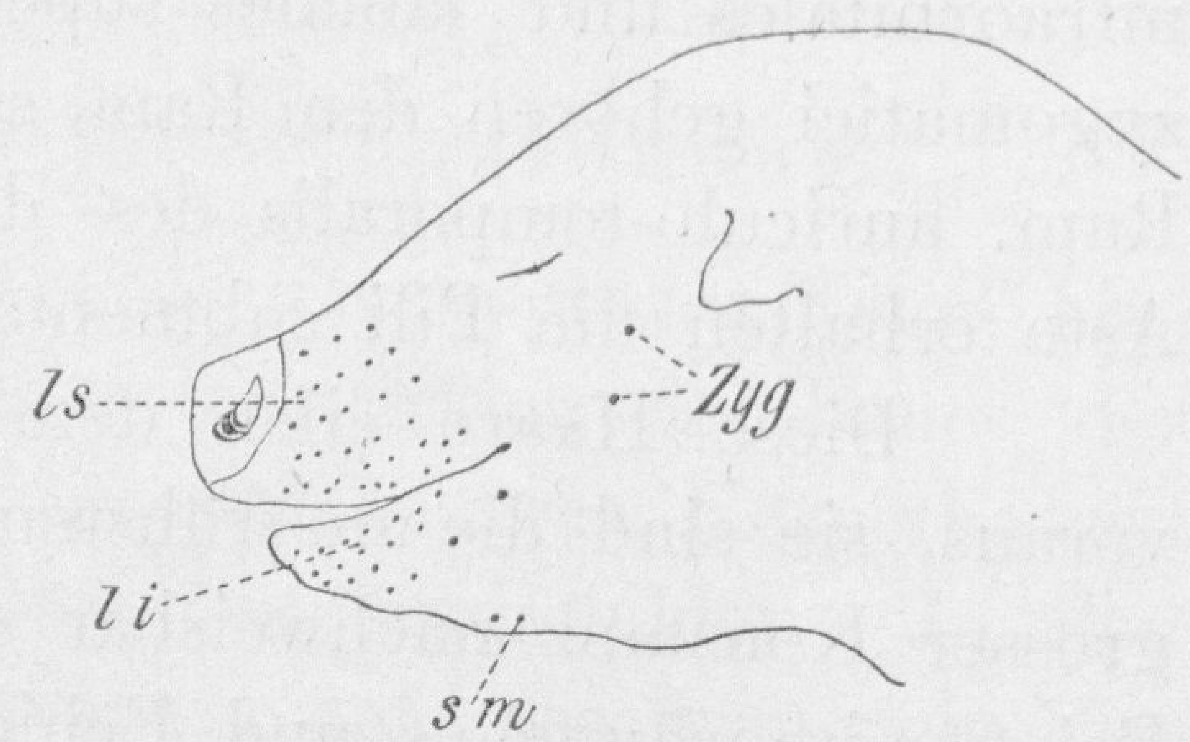


Fig. 20.
Erinaceus, Fötus.

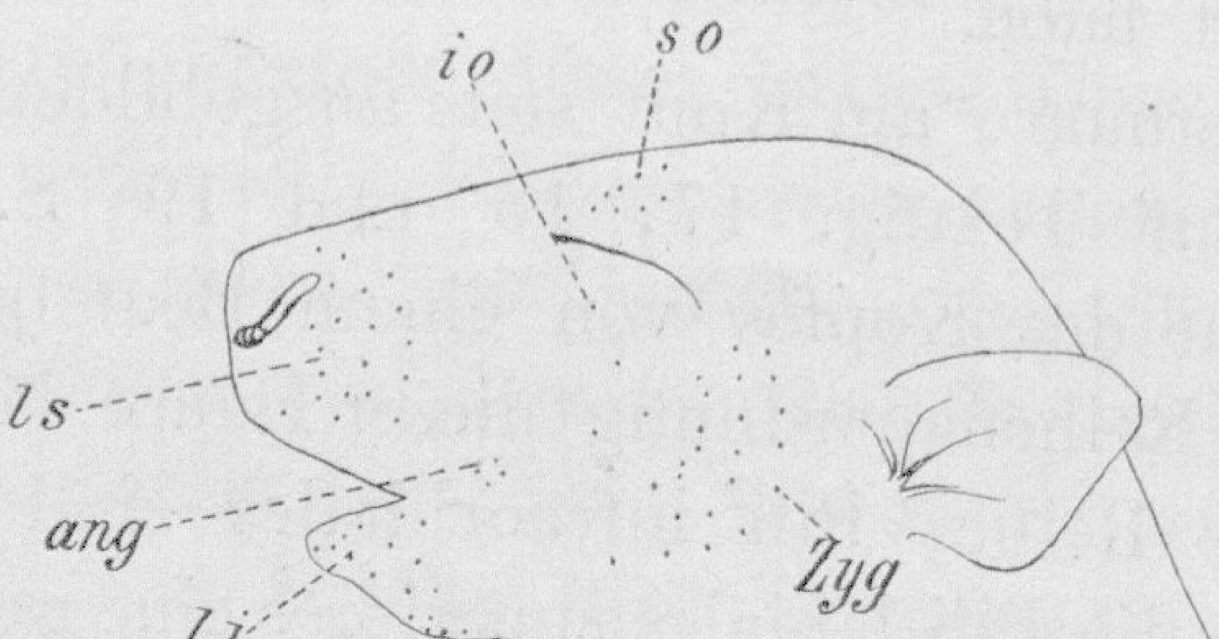


Fig. 21.
Coelogenys Pacca, Fötus.

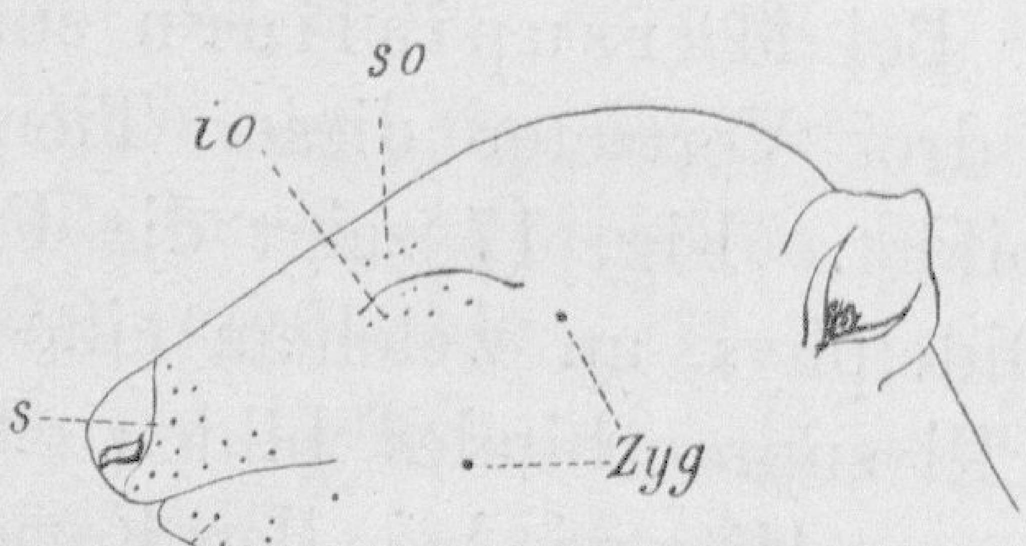


Fig. 22.
Moschus memmina, Fötus.

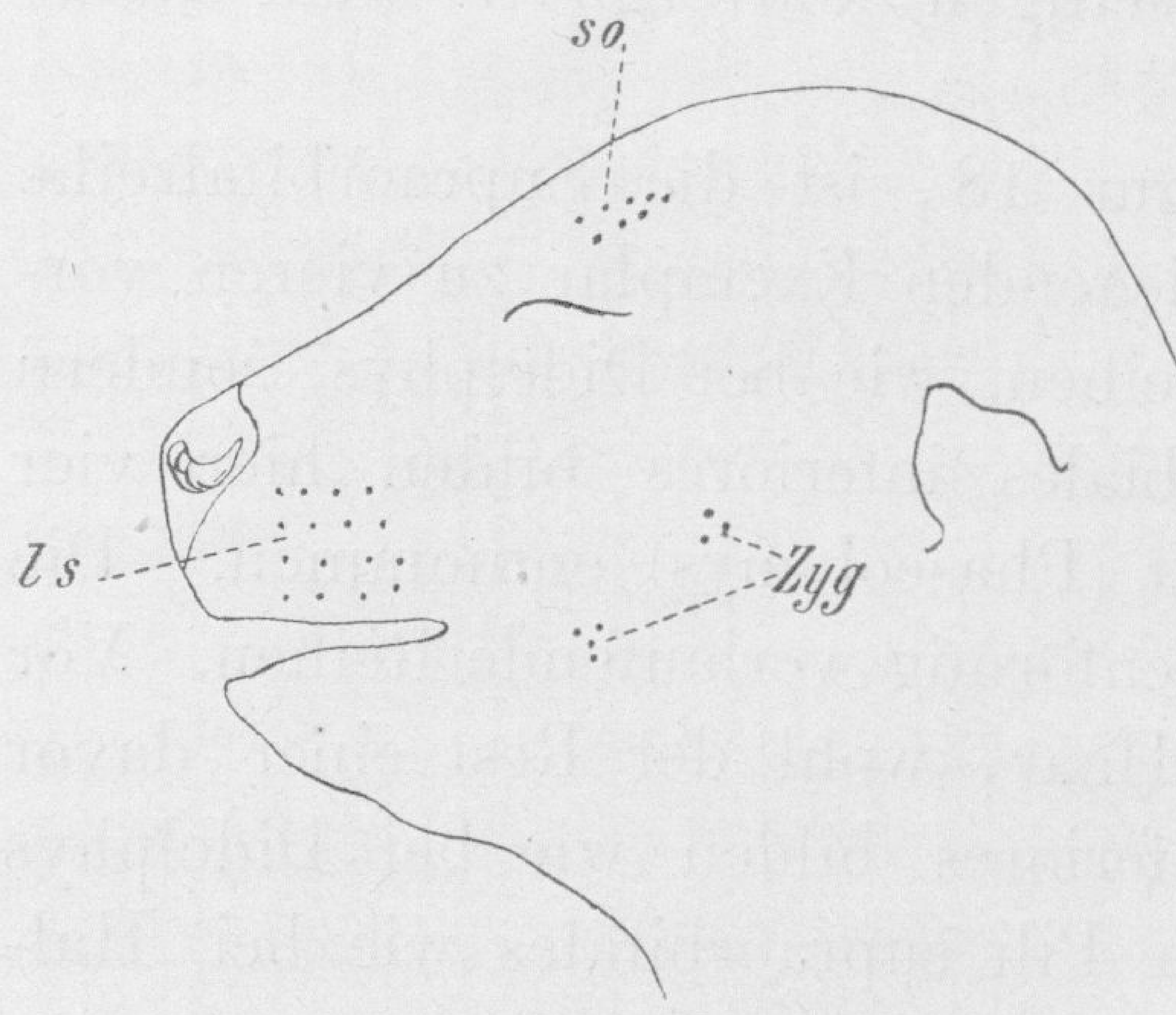


Fig. 23.
Felis catus domesticus, Fötus.

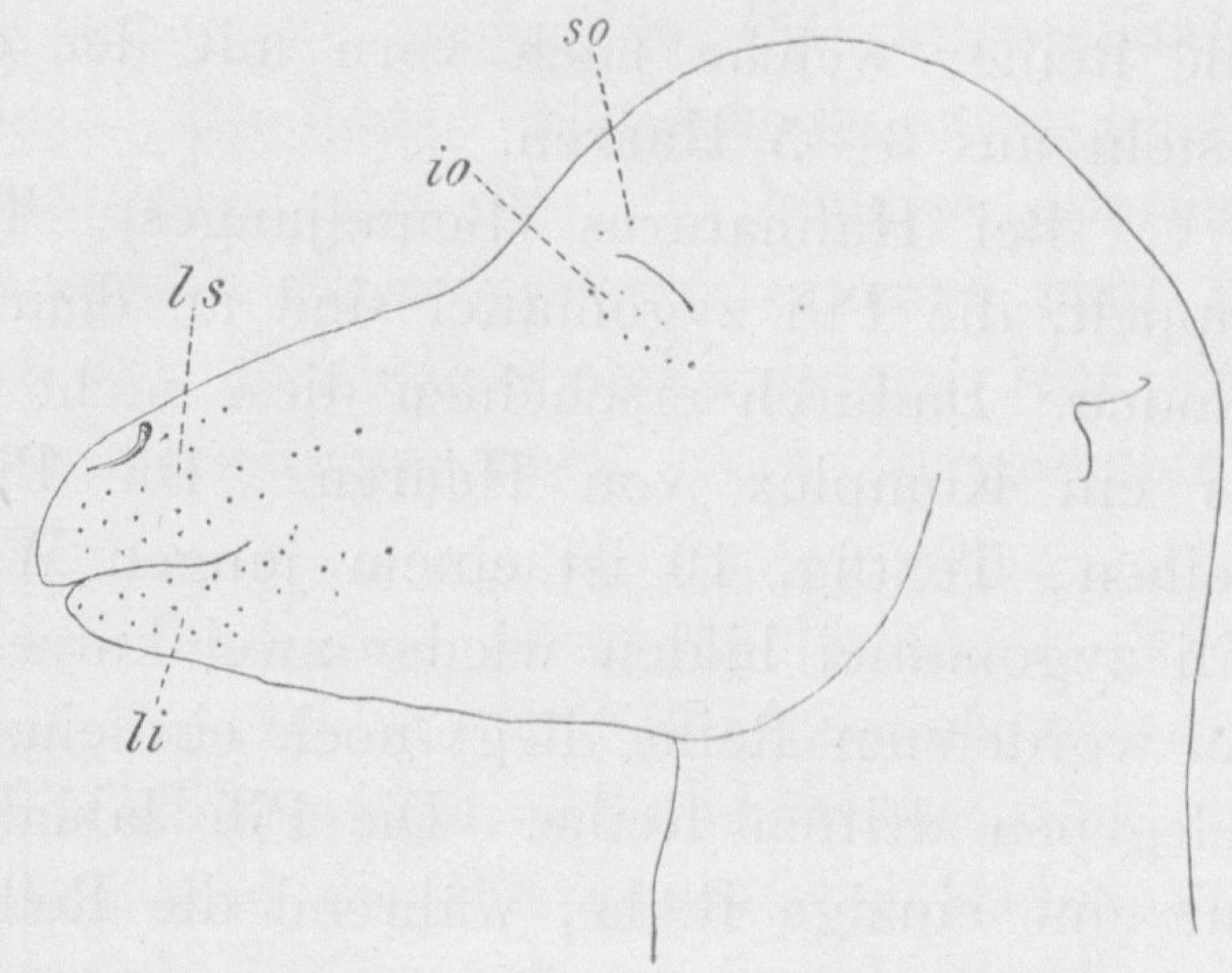


Fig. 24.
Equus caballus, Fötus.

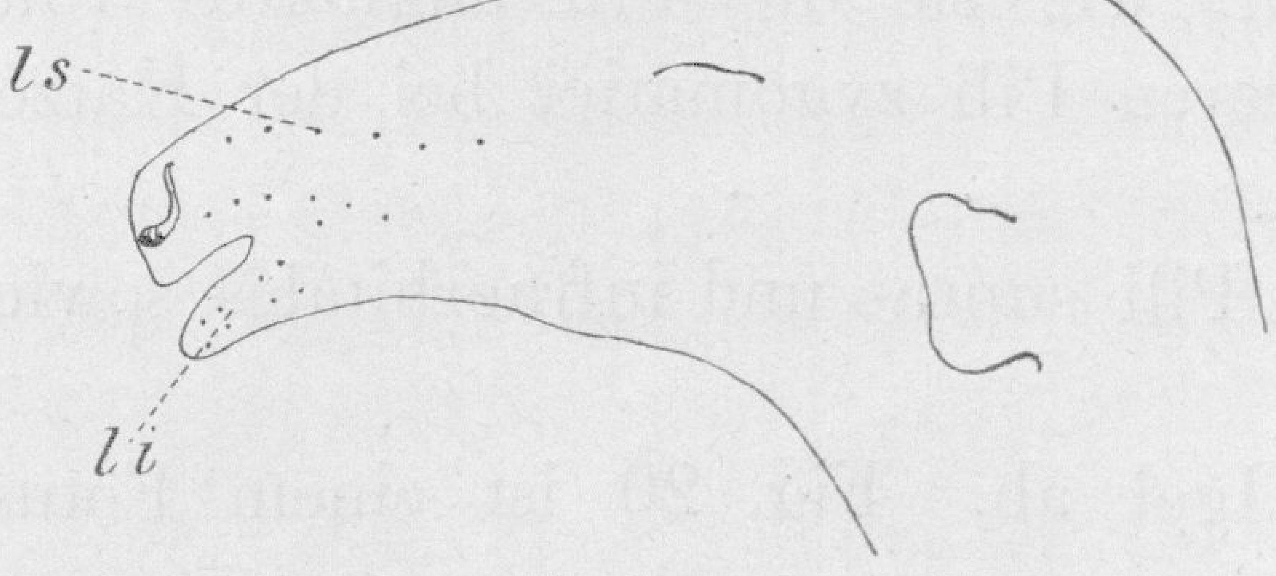


Fig. 25.
Tamandua, Fötus.

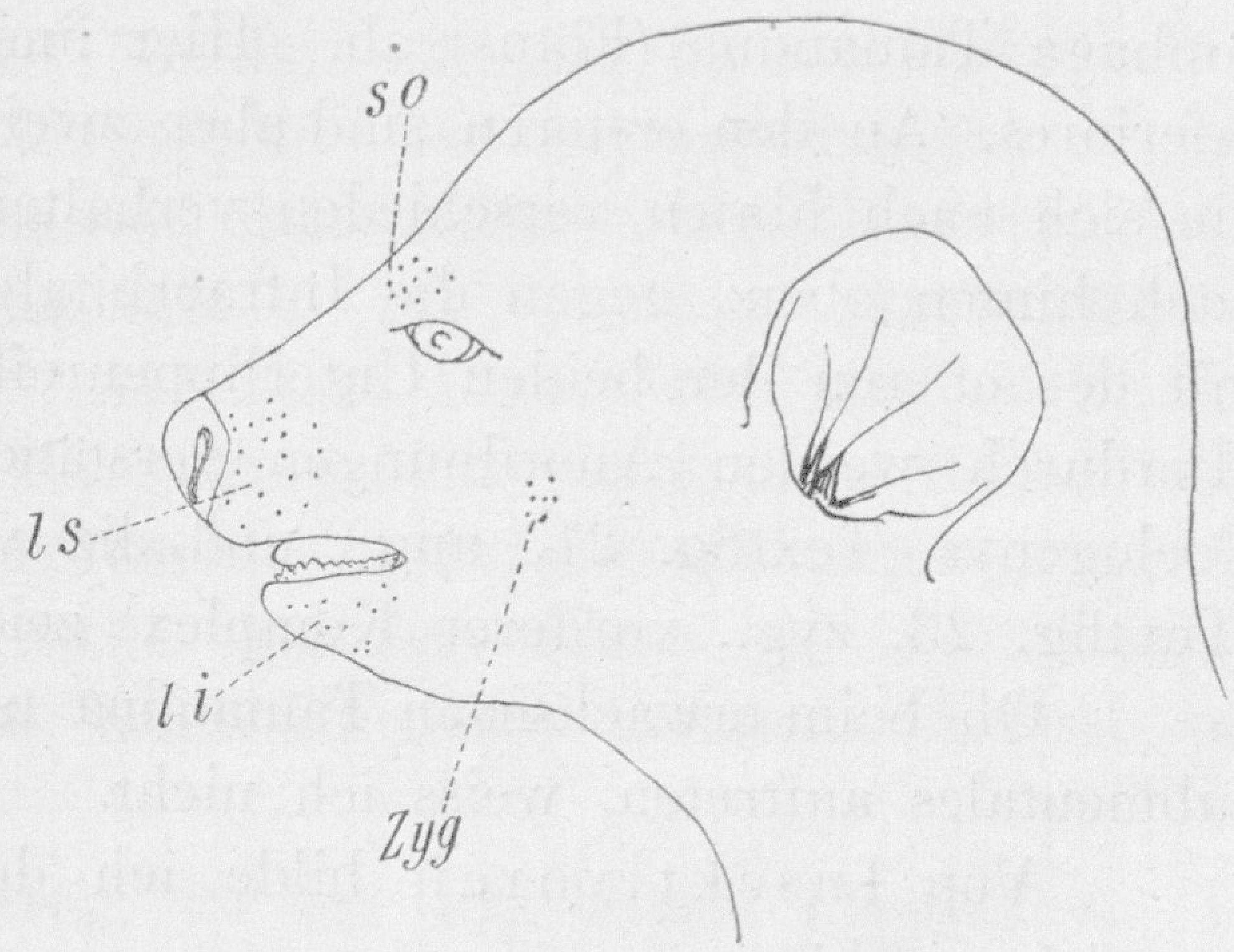


Fig. 26.
Lemur, jung.

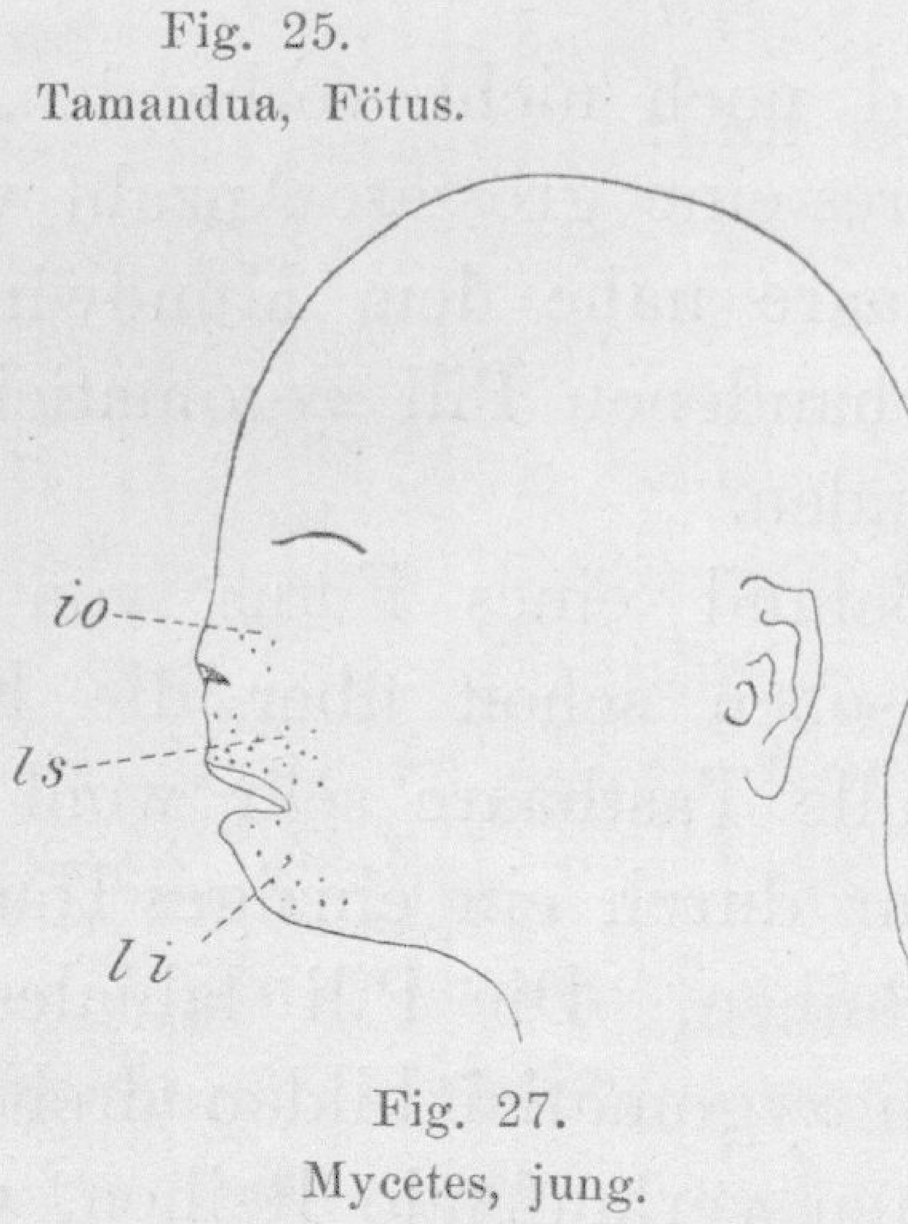


Fig. 27.
Mycetes, jung.

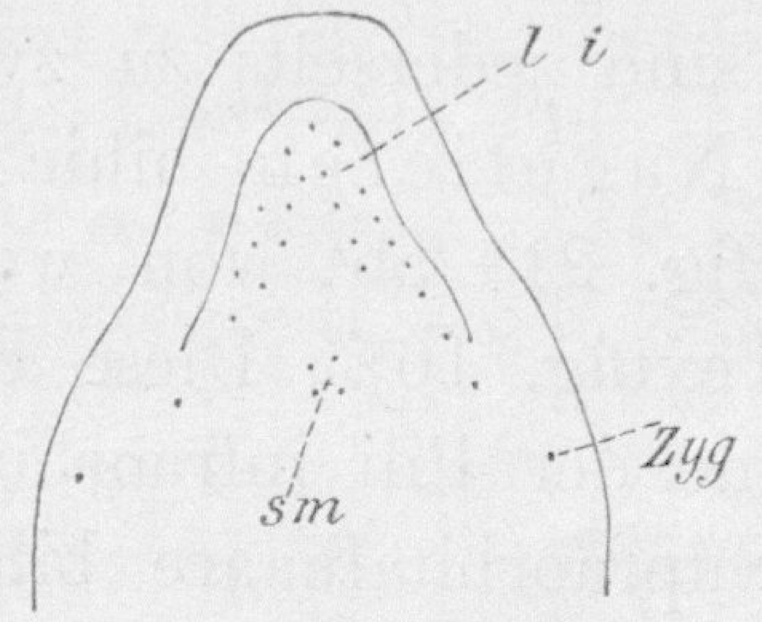


Fig. 28.
Moschus memmina, Fötus.

Fig. 17—27. Seitenansicht der Köpfe verschiedener Säugetiere, zur Demonstration der Tasthaare in ihrer Anordnung.
Fig. 28. Moschus memmina, Kinn und Vorderhalsgegend mit Tasthaaren.
so: Pili supraorbitales; *io*: P. infraorbitales; *ls*: P. labiales superiores; *li*: P. labiales inferiores; *zyg*: Pili zygomatici; *sm*: P. submentales; *ang*: Pili angulares.

eine Reihe, welche nach vorn mit der anderseitigen konvergiert. Jede Reihe besteht aus 3—5 Haaren.

Bei Halmaturus (Beuteljunges), Textfigur 18, ist die Supraorbitalreihe doppelt, die Pili zygomatici sind an dem vorliegenden Exemplar zu vieren vorhanden. Dadurch erscheinen diese nicht als Reihen, wie bei Didelphys, sondern als ein Komplex von Haaren. Die Pili labiales inferiores bilden hier vier Reihen, Textfig. 19 ist einem jungen Wombat (Phascolomys) entnommen. Die Pili zygomatici bilden wieder zwei kurze, bogenförmig verlaufende Reihen. Vor der vordersten Reihe liegt noch ein einziges Haar, wohl der Rest einer davor gelegenen dritten Reihe. Die Pili labiales inferiores bilden wie bei Didelphys nur eine einzige Reihe, während die Reihe der Pili supraorbitales wie bei Halmaturus eine doppelte ist.

Von Edentaten bilde ich auf Textfig. 25 diese Verhältnisse von Myrmecophaga Tamandua (Fötus) ab. Hier finde ich nur Pili labiales superiores und inferiores. An den ersteren sind aber zwei Reihen übereinander zu unterscheiden, die sich nach hinten verschieden verhalten. Die obere zieht leicht bogenförmig nach hinten oben, gegen die Infraorbitalgegend hin, während die untere sich mit der oberen der beiden Unterlippenreihen hinter dem Mundwinkel vereinigt. Hierdurch werden Anordnungen verständlich, wie sie die Pili angulares von Coelogenys (Textfig. 21, ang.) und die vorderen Pili zygomatici bei der Katze (Textfig. 23, zyg., vorderer Komplex) zeigen.

Ob beim erwachsenen Tamandua noch Pili supra- und infraorbitales sowie submentales auftreten, weiss ich nicht.

Von Insektivoren bilde ich den Igel ab. Fig. 20 ist einem Fötus von 4,5 cm Länge entnommen.

Die Pili supra- und infraorbitales sind noch nicht vorhanden. Dagegen bilden die Pili labiales superiores und inferiores eine grössere Anzahl von Reihen. Von letzteren sind besonders stark zwei Haare nahe dem Mundwinkel ausgebildet, ähnlich wie die zwei hier allein vorhandenen Pili zygomatici. Die Pili submentales sind jederseits zu zweien vorhanden.

Von Nagetieren bilde ich den Befund eines Fötus von Coelogenys Pacca (Textfig. 21) ab, von welchem ich oben schon über die Körperhaare berichtete (Textfig. 16). Diese Form zeigt alle Tasthaare sehr wohl ausgebildet mit Ausnahme der Pili infraorbitales, die nur durch ein einziges Haar vertreten sind. Die Supraorbitalhaare bilden zwei Reihen. Die Pili labiales superiores bilden 5—6 unregelmässige Reihen. Die Pili zygomatici bilden drei sehr grosse, bogenförmig von hinten oben nach vorn unten verlaufende Reihen, vor welchen noch einige unregelmässig angeordnete einzelne Haare nachweisbar sind. Diese

letzteren stellen eine Verbindung her einerseits nach den Pili infraorbitales, andererseits nach den Pili angulares (ang.). Die Letzteren stehen zu vieren gerade seitlich vom Mundwinkel und an sie schliessen sich die Pili labiales inferiores an, welche in drei Reihen angeordnet sind. Diese letzteren erkennt man am besten auf Textfig. 16 bei l. i. Auch die Pili submentales bilden hier zwei deutliche Reihen, welche mit den anderseitigen nach vorn konvergierend zusammenhängen.

Von Carnivoren gebe ich den Befund eines Fötus der Hauskatze (Textfig. 23), wo die Pili supraorbitales zwei Reihen bilden. Die Pili infraorbitales sind noch nicht vorhanden, ebensowenig die Pili labiales inferiores und submentales. Die Pili labiales superiores bilden vier Reihen und die Pili zygomatici bilden zwei Komplexe, deren vorderen ich richtiger als Pili angulares (vergl. Textfig. 21) bezeichnet hätte.

Von Wiederkäuern sind auf Textfig. 22 und 28 die Befunde von einem Fötus von Moschus memmina dargestellt. Die Supraorbitalreihe ist einfach, die Infraorbitalreihe doppelt. Es sind fünf Reihen von Pili labiales superiores und zwei labiales inferiores ausgebildet. Die letzteren erkennt man in ihrem Verlauf besser auf Textfig. 28. Auf dieser Figur sieht man auch, dass die Pili submentales zu vieren einen Komplex bilden, sodass man Reihen nicht mehr unterscheiden kann. Die Pili zygomatici sind jederseits durch zwei einzelne Haare vertreten, an deren Stelle bei der Katze je ein Komplex von Haaren sich befindet, während bei Coelogenys deutliche Reihen entwickelt sind.

Von Huftieren ist auf Textfig. 24 ein Pferdefötus abgebildet. Die Supraorbitalreihe ist einfach, die Infraorbitalreihe doppelt, ebenso wie bei Moschus. Die Pili labiales superiores und inferiores bilden mehrere Reihen. Die zunächst dem Lippenrande gelegenen Reihen setzen sich weiter nach hinten fort. Jugal- und Submentalhaare fehlen.

Von Halbaffen habe ich einen jungen Lemur untersucht (Textfig. 26). Die Supraorbitalhaare bilden drei Reihen, Infraorbitalhaare sind nicht entwickelt. Die Ober- und Unterlippenhaare bilden mehrere Reihen. Die Pili zygomatici lassen, obgleich sie zu einem Komplex zusammenliegen, doch eine Reihenanordnung erkennen, ähnlich wie beim Wombat.

Von Affen ist ein junger Mycetes auf Textfig. 27 dargestellt. Supraorbitalhaare konnte ich nicht nachweisen, dagegen bilden die Infraorbitalhaare eine doppelte Reihe. Ober- und Unterlippenhaare bilden mehrere Reihen, Jugal- und Submentalhaare fehlen.

Beim Menschen sind die Tasthaare bekanntlich verschwunden. Ob in den Augenbrauen und in dem Schnurrbart noch etwas davon erhalten ist, mag dahingestellt bleiben.

Beurteilung der Befunde bei Säugetieren.

Versuchen wir an der Hand des hier Mitgeteilten die oben angeregten Fragen bei Säugetieren zu beantworten.

Das Integument der Säugetiere ist durch das Haarkleid charakterisiert. Bei einigen Gruppen bestehen Schuppenbildungen verschiedener Art. Ausserdem finden wir ganz allgemein einen grossen Drüsenreichtum, der bei Sauropsiden fehlt.

Die Oberhaut ist sehr gleichartig ausgebildet. Abgesehen von schuppentragenden Formen und Pachydermen zeigt sich bei allen Säugetieren am Körper keine sehr reichliche Schichtung. Man kann ein Stratum profundum, Stratum plasmaticum und ein Stratum corneum unterscheiden. Indem letzteres sich aus jenem allmählich entwickelt, treten mittlere Lagen auf, die man bekanntlich als Stratum granulosum und lucidum unterschieden hat. Im ersteren treten Körnungen im Plasmakörper der Zellen (Keratohyalin), und in den Intercellularräumen (Eleidin) auf, wodurch der Verhornungsprozess eingeleitet wird. Dass im Anschluss daran die Verhornung den ganzen Zellkörper ergreift, zeigen die Elemente des Stratum lucidum. Es fehlt hier die eigentümliche Zellform, wie ich sie bei Fischen und Sauropsiden geschildert habe, bei welchen ein peripherer Hornmantel in der Zelle entsteht und im Innern ein körnchenreicher Plasmateil mit dem Kern noch erhalten bleibt. Abgeschlossene Epidermisgenerationen übereinander, wie bei Reptilien, werden hier nicht ausgebildet. Trotzdem kann man doch eine gewisse Periodizität im Verhornungsprozess erkennen, denn man findet nicht immer ein Stratum granulosum und ein Stratum lucidum ausgebildet. Vielmehr sitzt häufig das Stratum corneum direkt auf dem Stratum plasmaticum auf. Daraus ergiebt sich, dass der Verhornungsprozess in diesem Zustand sistiert. Nachdem alle im Stratum granulosum und lucidum gelegenen Zellen völlig verhornt sind, wurden nicht fortlaufend neue solche Lagen gebildet. Der Prozess beginnt erst wieder nach bestimmter Zeit. Ausgenommen sind Hautstellen, wo

ein fortwährend starker Verbrauch von oberflächlichen Elementen besteht, wie an den Fussballen, ferner an der äusseren Nase. Hier findet der Verhornungsprozess gleichmässig fortlaufend statt.

Ein Oberhäutchen auf dem Stratum corneum fehlt. Es wird darum nie ein Stratum corneum in toto abgeworfen, sondern die oberflächlichen Hornplättchen schilfern einzeln ab (Wolff).

In Betreff der Lederhaut will ich nur darauf hinweisen, dass die subepidermoidale Schicht, die nicht so scharf von dem straffen Korium abgegrenzt ist wie bei Amphibien und Reptilien, papillenförmige Erhebungen zeigt, welche fingerförmig sind und bis ins Stratum corneum reichen können. Solche Papillen finden sich nicht überall in der Haut, aber sie sind doch häufig und fehlen bei Reptilien und Vögeln an der Körperhaut fast ganz, während sie bei manchen Amphibien (z. B. Cryptobranchus) ausgebildet sind. Sie sind entweder nervenlos, führen nur Blutkapillarschlingen, haben dann ernährende Bedeutung für die Epidermis, oder man kann Tastkörperchen in ihnen nachweisen.

Von Integumentalorganen sind die Schuppen zu erwähnen, welche nur bei gewissen Formen am Körper ausgebildet sind, bei zahlreicheren Formen am Schwanze noch bestehen, bei den meisten aber gänzlich fehlen. Diese Schuppen haben zum Teil eine Knochenplatte im Korium zur Grundlage und der Epidermisüberzug bildet ausserdem durch mächtige Entfaltung des Stratum corneum eine Hornschuppe. In andern Fällen fehlt eine Koriumschuppe, die Hornschuppe bildet das alleinige Hartgebilde. Ob diese Schuppenbildungen auf die Schuppen von Reptilien direkt zu beziehen sind, ist bis jetzt nicht erwiesen, ich komme darauf noch zurück (Weber, Römer, Reh).

Die Epidermoidalorgane der Säugetiere sind als Haare und Hautdrüsen zu unterscheiden.

Die Haare sind zum Teil Gruppenorgane, zum Teil sind sie einzeln stehend. Bei allen Formen, bei welchen am Körper die Haare eine ausgesprochene Gruppenstellung zeigen, bestehen in den Sinushaaren am Kopf solche einzeln stehende Gebilde. Durch die ausführlichen Untersuchungen de Meijeres sind wir über die mannigfaltige Art der Gruppenstellung der Haare bei den verschiedenen Säugetiergruppen unterrichtet. Eine Haargruppe zeigt sich im einfachsten Falle aus drei Haaren bestehend, einem Mittelhaare und zwei Nebenhaaren. Durch Vermehrung der Nebenhaare kommen Gruppen von 5, 7 und mehr Haaren zu stande. Die Nebenhaare können auch Büschel bilden, wie z. B. bei Ornithorhynchus. Die Gruppenstellung wurde auf das frühere Vorhandensein von Schuppen bezogen und es mag auch eine jede Haargruppe einem Schuppenbezirk entsprechen. Doch bleibt diese Beziehung unter allen Umständen nur

eine topographische. Dabei möchte ich noch darauf hinweisen, dass diese Beziehung nicht so zu verstehen ist, dass die Haare zwischen den Schuppen sässen, oder dahinter, wie das von Weber angegeben wurde. Bei Embryonen von Dasypus habe ich wie Römer mitten auf den Schuppenanlagen auch Haaranlagen gefunden, die allerdings eine Rückbildung erfahren, wenn die mächtige Hornschuppe und im Korium eine Knochenschuppe sich ausbilden. Dann bleiben Haare am hinteren Rande der Hornschuppe bestehen. Diese Stelle entspricht aber nicht der Haut zwischen den Schuppen, sondern entspricht der Höhe einer schrägliegenden Schuppe. Wenn ich es mit einer Reptilienschuppe vergleiche, so ist es die Kante, in welcher die obere auf die untere Fläche der Schuppe umbiegt. Die Haare sitzen also auf der Höhe der Schuppenpapille. So finde ich auch die Anordnung bei Manis und bei den Schwanzhaaren von Talpa, Mus und Hypudaeus.

Die einzeln stehenden Sinushaare am Kopfe habe ich in ihrer Anordnung bei verschiedenen Säugetierformen geschildert. Solche Haare fehlen bei Monotremen, sind aber bei sämtlichen übrigen Formen nachweisbar. Man könnte aus ihrem nicht Vorhandensein bei der niedersten Säugetiergruppe schliessen, dass diese Haare sich erst bei Säugetieren ausgebildet haben aus dem ursprünglich gleichartigen Haarkleide. Indessen habe ich oben ausgeführt, wie die Monotremen in der Ausbildung ihres Integumentes durchaus nicht einen primitiven Zustand darstellen. Alle übrigen Säugetiere zeigen diese Tasthaare in charakteristischer gleichartiger Anordnung, welche bedingt ist durch den Verlauf von Hautnerven, und zwar speziell Zweigen des Trigeminus von seinen drei Ästen.

Dabei ist die Anordnung in Reihen als die primitive aufzufassen, gegenüber der Anordnung in Komplexen. Denn auch bei letzteren sind meist kurze Reihen erkennbar, und nur durch die geringe Zahl von Haaren einer Reihe und durch das nahe Zusammenliegen von zwei oder mehr Reihen kommt ein Komplex zu stande.

Die Textfiguren 21, 17, 19 und 18 (S. 290) zeigen wohl dies Verhältnis an den Pilis zygomaticis. Die Pili submentales zeigen es an Textfigur 16 (S. 286) und 28 (S. 291). Die allgemeine Verbreitung dieser Haare und ihrer Anordnung bei Säugetieren lässt sie als sehr alte Organe erscheinen und es liegt die Frage nahe, ob sie erst innerhalb der Säugetiere sich aus dem gleichmässigen Haarkleid herausgebildet haben, oder ob wir sie nicht aus Einrichtungen niederer Wirbeltiere ableiten können. Wenn die erstere Annahme die richtige ist, so haben wir nach den Ursachen zu suchen, aus welchen sich diese Haare ausgebildet haben und das dürfte wohl eine kaum zu beantwortende Frage sein, denn aus rein physiologischen Gründen ist eine derartige Einrichtung nicht abzuleiten,

es muss ein anatomisches Substrat da sein. Ein solches scheint im gleichartigen Haarkleide gegeben, aber die eigentümliche konstante Anordnung der stark entwickelten Tasthaare ist ganz unverständlich, denn die kleinen Haare des Kopfes beziehen ihre Nerven ebenfalls vom Trigeminus. Die Beziehungen dieser Einrichtung auf Verhältnisse bei niederen Wirbeltieren ist in der Schlussvergleichung darzustellen.

Die Entwickelung der Säugetierhaare ist bei allen untersuchten Formen die gleiche. Ich habe den früher besprochenen Arten hier Echidna, Hund und Mensch hinzugefügt. Den Ausgangspunkt bildet eine ausschliesslich in der Epidermis, von deren basalen Zellen gebildete Knospe. Eine Papille bildet sich erst sekundär. Die daran anschliessenden Vorgänge nochmals zu schildern, ist nicht notwendig. Nur in betreff der Nerven will ich darauf hinweisen, dass ich niemals zu epidermoidalen, knospenförmigen Haaranlagen, d. h. in die Epithelknospe hinein verlaufende Nervenfasern nachweisen konnte. Bei den grossen Sinushaaren des Kopfes fand ich stets die Verhältnisse, wie ich sie früher schon von Talpa geschildert habe. Hier treten grosse Hautzweige des Trigeminus bis an die Anlage des bindegewebigen Haarbalges und teilen sich hier in eine Anzahl von Zweigen, welche längs dieser Haarbalgscheiden sich auflösen. Es bestehen demnach keine zur Achse der Haaranlage gehenden Nerven, welche den spezifischen Sinnesnerven der Hautsinnesorgane niederer Wirbeltiere homolog wären. Es sind hier nur sensible Hautnerven stärker entwickelt. Dass dies Verhalten der Ableitung der Haare von jenen Hautsinnesorganen nicht widerspricht, ist genauer auf S. 260—262 ausgeführt.

Von der allergrössten Bedeutung ist die Thatsache, dass an Stelle einer einzigen Haaranlage später eine Gruppe von Haaren bestehen kann und dass diese Gruppe dadurch zu stande kommen kann, dass der erste Haarbalg nahe an seinem oberen Ende Sprossen treibt, die zur Bildung von Nebenhaaren führen. Solches habe ich beim Hund und der Maus nachweisen können. Diese Vermehrungsweise aus sich heraus, durch Sprossenbildung ist bei Schuppen- und Federbildungen niemals nachweisbar.

Der Bau der ausgebildeten Haare ist im wesentlichen ganz gleichartig. Dies betrifft nicht nur den Schaft, sondern auch die Scheiden. Unterschiede walten nur hinsichtlich der relativen Stärke der einzelnen Bestandteile. Dies betrifft speziell den Haarschaft. An diesem hat man Mark, Rinde und Oberhäutchen zu unterscheiden. Während am typischen Haare, das eine drehrunde Beschaffenheit zeigt, die Rinde den voluminösesten Bestandteil bildet, sehen wir, dass bei gewissen Formen die stärkere Ausbildung des Marks oder des Oberhäutchens zu modifizierten Haargebilden führen, wodurch aber der Grundplan im Bau des Organes nicht beeinflusst wird.

Bei den Stachelbildungen ist bekanntlich eine sehr mächtige Ausbildung des Marks nachweisbar. Betrachten wir aber die Haare allein, so finden wir bei einigen Säugetiergruppen Haare, deren Schaft spindelförmig verdickt ist. Solche Haare treten als feine drehrunde Gebilde aus dem Follikel, verdicken sich dann und verjüngen sich wieder zu einer fein endigenden Spitze. Diese Verdickung wird bei Ornithorhynchus durch die stärkere Ausbildung der Rinde verursacht; ebenso findet es sich bei Myrmecophaga Tamandua und jubata.

Bei Perameles finden wir auch spindelförmig verdickte Haare. Hier handelt es sich aber um voluminöse Ausbildung des Marks im Haarschaft.

Bei Bradypus und Verwandten endlich sehen wir, dass die eigentümliche starke Entwickelung des Oberhäutchens die Veranlassung zu der charakteristischen Form des Haarschaftes bietet.

Ein Unterschied in betreff des Haarfollikels besteht noch hinsichtlich der Länge dieses Gebildes, d. h. die Haare stecken sehr verschieden tief in der Haut. Man kann am Haarbalg drei Abschnitte unterscheiden: 1. die Strecke von der Papille bis zum freien Rande der inneren Wurzelscheide, 2. die Strecke von diesem freien Rande bis zur Ausmündungsstelle der Talgdrüsen und 3. der Abschnitt von der Talgdrüsenmündung bis zur freien Hautoberfläche. Diese drei Abschnitte sind in ihrer Länge sehr ungleich. Bei Ornithorhynchus sind die beiden oberen Abschnitte von beträchtlicher Länge. Bei Dasypus sind dieselben sehr kurz. Bei den Tasthaaren der Katze ist der oberste Abschnitt sehr kurz, die Talgdrüse mündet nahe der freien Hautoberfläche aus. Beim Menschen besteht ein mittlerer Zustand.

Fragt man nach dem Grunde dieser drei Abschnitte, so drängt sich mir die Vorstellung auf, dass die Tieflagerung der Haare in die Haut stammesgeschichtlich nicht auf einmal erfolgte, sondern in Etappen und diese Etappen kommen in jenen drei Abschnitten zum Ausdruck.

Waldeyer hat die verschiedenen Haarformen in seinem bekannten Atlas zusammengestellt. Ich möchte hier nur betonen, dass die Verschiedenheiten immer derartig sind, dass man jeden Zustand vom typischen Haare ableiten kann. Es ist von Interesse, zu sehen, dass alle Bestandteile zu Modifizierungen verwandt werden können, indem sie stärker ausgebildet werden. Es erhellt aber daraus auch wieder, wie fertig gebildet ein Haar als Organ ist. Man kann nicht primitive und weitergebildete Haare in phylogenetischem Sinne bei Säugetieren unterscheiden. Der Grundplan im Bau des Organes ist gegeben, alle Verschiedenheiten sind nur ganz nebensächlicher Natur. Nirgends, auch nicht bei schuppentragenden Säugern finden wir auch nur die geringsten An-

deutungen, dass Haare und Schuppen in ihrer Entwickelung oder ihrem Bau mit einander verglichen werden könnten. So wird man von der Betrachtung der Zustände bei Säugetieren niemals ein sicheres Urteil über die Phylogenese des Haarkleides erhalten. Es sind die darauf gegründeten Auffassungen nur vage Hypothesen, die gar nicht bewiesen werden können und die vor allem gar nichts erklären. Um hier weiter zu kommen, hat man die Integumentalorgane und Epidermoidalorgane der niederen Wirbeltiere im weitesten Sinne in Vergleichung zu ziehen, was im folgenden Kapitel geschehen soll.

Die Drüsen der Säugetierhaut sind zweierlei Art, und zwar so, dass die eine Form nicht von der anderen abgeleitet werden kann. Dabei hat man abzusehen von der Natur des Sekretes. Der morphologische Unterschied ist derart, dass die eine Form tubulöse Drüsen darstellt, deren Drüsenzellenschlauch einen äusseren Belag von glatten Muskelzellen besitzt. Diese kontraktilen Elemente liegen innerhalb der Tunica propria der Drüsenschläuche. Solche Drüsen sind selbständig auftretende Gebilde, die nur gelegentlich in topographische Beziehung zu Haarbälgen treten. Die zweite Drüsenform der Säugerhaut sind alveoläre Gebilde, welche des glatten Muskelzellenbelags entbehren. Sie sind nicht selbständig auftretende Organe, sondern ihr Bestehen ist immer an das Vorhandensein von Haarfollikeln geknüpft. Sie sind auch genetisch als Schutzorgane der Haare aufzufassen.

Die Homologie der Integumentalorgane.

Wenn wir die Integumentalorgane der Wirbeltiere im allgemeinen betrachten, so sehen wir, dass sowohl Epidermis- als auch Koriumgebilde sehr weit verbreitet sind. Die grösste und allgemeinste Verbreitung zeigen bei wasserlebenden Formen die Hautsinnesorgane. In geringerer Verbreitung finden wir Zahn- und Schuppenbildungen. Wie erstere ausschliesslich Epidermoidalorgane sind, stellen letztere zuerst nur Gebilde des Korium dar, durch welche die Epidermis naturgemäss beeinflusst wird. Schon bei Cyclostomen, welche der Schuppenbildungen ganz entbehren, finden wir Sinnesorgane. Sie treten in regelmässigen Reihen auf, entsprechend am Kopf dem Verlauf der Hautäste des Facialis und Trigeminus und am Rumpfe längs des Verlaufes des Ramus lateralis

vagi in drei Seitenlinien. Es besteht bei diesen Formen bereits die Tendenz der Gruppenbildung bei der Anordnung dieser Organe, d. h. es steht nicht immer ein solches allein, sondern sie stehen zu 3—5 und mehr in einer Reihe nebeneinander. Seinem Bau nach stellt ein jedes Organ ein scharfbegrenztes, knospenförmiges Gebilde der Epidermis dar, das zwei Formen von Zellen unterscheiden lässt. Kurze, flaschenförmige Zellen mit kugeligem, grossen Kern und zweitens lange fadenförmige Zellen mit langem, stäbchenförmigen Kern. Während erstere im Centrum einer Knospe angeordnet sind, bilden die letzteren eine periphere Schicht und grenzen direkt an die indifferenten Epidermiszellen. Die beiden Zellenformen, welche die Knospe zusammensetzen, reichen stets alle an die freie Oberfläche der Epidermis und ebenso stehen sie mit ihrer basalen Fläche auf der Lederhaut auf. An der Stelle einer solchen Knospe ist die Epidermis somit stets einschichtig. Zu diesen Gebilden verlaufen spezifische Sinnesnerven, welche in die axialen Sinneszellen kontinuierlich übergehen und ferner sehen wir, wie sensible Nervenfasern, ebenso wie in der glatten Oberhaut, auch hier intercellulär sich verbreiten. Diese Sinnesorgane kommen nun auch sämtlichen Fischen zu, deren Haut mit Koriumschuppen versehen ist und sie müssen naturgemäss dann in topographische Beziehung zu den Schuppen treten. Sie stehen entweder einzeln oder zu Gruppen vereinigt auf den einzelnen Schuppen. Ich betone aber ganz besonders, dass die Gruppenstellung nicht durch die Schuppen bedingt ist, vielmehr besteht solche Anordnung auch ohne, dass Schuppen vorhanden sind. Als Ursache hiervon fanden wir die Entwickelungsweise. An der Stelle, wo später eine Gruppe von Hautsinnesorganen liegt, findet man embryonal nur ein einziges Organ angelegt. Durch Teilung und Anbildung vermehrt sich ein solches Gebilde, und die Gruppe, welche dann zu stande kommt, wird stets durch e i n Nervenstämmchen versorgt, das ursprünglich zu dem einzigen Organ verlief, später aber jedem Organ der Gruppe einen Zweig zuschickt.

Die Hautsinnesorgane finden sich bekanntlich bei sämtlichen im Wasser lebenden Wirbeltieren. Den oben angeführten Bau zeigen sie in ihrem einfachsten Zustande. Es ist aber zu bemerken, dass gerade diese Form allen Wirbeltieren zukommt, die überhaupt Hautsinnesorgane besitzen, dass daneben aber sehr mannigfaltig umgestaltete Hautsinnesorgane bestehen. Sie sind stets in ihrem Bau von der einfachsten Form ableitbar und unterscheiden sich dadurch, dass sie zu grösseren hügelartigen oder sogar flächenartig ausgebreiteten Gebilden vergrössert sein können. Dann findet man die flaschenförmigen und stäbchenförmigen Zellen unregelmässig nebeneinander. Auch können die birnförmigen Zellen allein knospenförmige Organe zusammensetzen. Ferner verhalten

sich diese Organe in Bezug auf ihre Einlagerung in das Integument sehr verschieden. Im einfachsten Zustande, der auch embryonal meist besteht, sitzen sie in der glatten Epidermis an der freien Oberfläche. Solche Knospen besitzt jedes wasserlebende Wirbeltier. Sie können aber auch in Gruben oder bläschenförmig in die Tiefe gesenkten Epidermisbezirken sitzen und endlich können sie in einem tiefgelegenen Kanalsystem liegen, dessen Wandung stets ganz von Epidermis ausgekleidet ist. Solche Kanäle münden nur von Strecke zu Strecke an die freie Oberfläche aus. Durch diese Einrichtungen werden die Organe von vielen direkten Wirkungen des äusseren Mediums abgeschlossen. Aus dem verschiedenen Bau und der verschiedenen Anordnung dieser Organe kann man schliessen, dass sie funktionell verschiedene Bedeutung haben, wir müssen aber festhalten, dass sie aus gleichartiger Anlage hervorgegangen sind. Dies wird klar erwiesen durch die Thatsache, dass z. B. die Organe der Seitenlinie, die sicher bei allen wasserlebenden Wirbeltieren homolog sind, insofern sie alle vom gleichen Nerven, dem Nerv. lateralis vagi, versorgt werden, bei Urodelenlarven einfache Endhügel in oberflächlicher Lagerung darstellen, bei Petromyzon grössere Platten in ebensolcher Anordnung sind, während sie bei vielen Teleostiern in Seitenkanälen eine tiefe Lage einnehmen.

Eine weitere Komplikation erfahren die Hautsinnesorgane durch Heranziehung des Korium in ihren Dienst. Dies zeigt sich erstens bei der Tieflagerung, wobei die Hüllen naturgemäss von der Lederhaut geliefert werden. Ferner aber findet man Polsterbildungen unter Organen, welche der freien Oberhaut eingelagert sind. Solche sind z. B. bei Cyclostomen an den Organen des Kopfes entwickelt und stellen dort Wucherungen des unter der straffen Lederhaut gelegenen Bindegewebes dar. Das straffe Korium wird hierdurch verdünnt und zerklüftet durch die Nerven, welche zum Epidermoidalorgan aufsteigen.

Während alle diese Organe epidermoidaler Herkunft sind, stellen die Zahn- und Schuppenbildungen Organe des Korium dar. Sie sind bei Knorpel- und Knochenfischen in der mannigfaltigsten Weise ausgebildet. Den Ausgang bildet aber auch hier eine einfache gleichartige Bildung und zwar eine Lederhautpapille, eine Erhebung der Lederhaut, über welche die Epidermis zunächst glatt hinwegzieht. Wie nun aber der Bau dieser Organe, welche sich als knöcherne Bildungen in der Lederhautpapille entwickeln, verschiedenartig ist, so finden wir auch, dass die Epidermis, welche diese Gebilde überzieht, in verschiedener Weise zu ihnen in Beziehung tritt.

Bei den Zahnbildungen wird bekanntlich von den basalen Epidermiszellen eine Hartsubstanz, der Schmelz, auf die darunter liegende, von Papillenelementen

gelieferte Hartsubstanz, das Dentin, abgeschieden. Von den Zahnbildungen aus kommt es zur Entwickelung grosser Knochenplatten, die bei Ganoiden eine so mächtige Entfaltung erfahren. Auf den grossen Schuppenbildungen sitzen mehrere Hautzähnchen auf. Es besteht demnach eine topographische Beziehung zwischen den letzteren und den Schuppenplatten. Nach der Hertwigschen Auffassung entsteht die Schuppenplatte durch Konkreszens einer Anzahl von kleinen Basalplatten einer Gruppe von Zähnchen, während nach Klaatsch die Basalplatte eines Zahnes sich voluminöser ausbildet und die benachbarten Zähnchen dann ebenfalls aufnimmt.

Auf den Schuppen sitzen auch die Hautsinnesorgane, die aber hier stets eine Tieflagerung in Bläschen oder Kanälchen zeigen, wodurch charakteristische Gruppenstellungen verdeckt werden.

Durch die Zahngebilde der Plagiostomen treten hier die zarten Elemente der Epidermis im erwachsenen Zustande der Tiere in den Hintergrund.

Bei Knochenfischen dagegen finden wir, dass die Epidermis eine sehr vielseitige Differenzierung erfährt. In den meisten Fällen sind Knochenschuppen in der Lederhaut ausgebildet und dadurch wird die Ausbildung der Oberhaut, welche die prominierenden Schuppen überzieht, eine verschiedenartige. Man kann drei Bezirke der Schuppenoberfläche unterscheiden: 1. einen von der davorgelegenen Schuppe bedeckten Teil der oberen Schuppenfläche; 2. die freie obere Fläche und 3. die Unterfläche der Schuppe. Im letzteren Bezirk ist die Epidermis sehr schichtenarm und lässt zwischen indifferenten platten Epithelzellen in geringer Menge becherzellenartige Schleimzellen erkennen. Der bedeckte Teil der oberen Fläche hat eine schichtenreichere Oberhaut und es sind hier die genannten Schleimzellen sehr reichlich ausgebildet.

Auch findet man zahlreiche lymphatische Zellen in einem intercellulären Kanalsystem zerstreut. Auf der freien oberen Fläche der Schuppe besteht die reichste Differenzierung der Oberhaut. Zunächst entwickelt sie hier die zahlreichsten Zellenlagen. Zwischen den kleinen Epidermiszellen liegen nicht allzureichlich die becherzellenartigen Schleimzellen, ferner ist dies der ausschliessliche Platz, an welchem Kolbenzellen gebildet werden. Die Epidermis zeigt den Prozess der Verhornung der Zellen, welcher bei allen in der Luft lebenden Wirbeltieren die Ausbildung der Oberhaut so weitgehend beherrscht. Er tritt hier in geringerem Masse auf, hat aber darum grosse Bedeutung, weil er zum erstenmal zeigt, wie eine auf dem Boden einer Koriumschuppe entstehende epidermoidale Hornschuppe vorbereitet wird. Auf den Teleostierschuppen sehen wir vielfach diesen Prozess an gewisse

Stellen und zu gewissen Zeiten lokalisiert ebenfalls sehr reichlich auftreten, während er in der übrigen Epidermis noch in geringem Grade besteht. Sein Vorhandensein ist aber auch hier insofern histologisch von Bedeutung, als es beweist, dass dieser Prozess keineswegs dem Einflusse der Luft auf die Zellen der Oberhaut seine Entstehung verdankt. Dies wurde schon früher und zuerst von Leydig betont. Wir finden nun auf den Schuppen der Knochenfische und ebenso am Kopf in charakteristischer Anordnung ausser den Hautsinnesorganen zu gewissen Jahreszeiten, bei einheimischen Fischen zur Laichzeit, eigentümliche Organe, die u. a. von Leydig als Perlausschlag beschrieben wurden. Diese Organe stellen z. B. bei der Barbe und bei unseren Weissfischarten kleine stumpfkonische Höcker dar, deren Masse aus einer grossen Anzahl völlig verhornter Zellen besteht. Der Hornzapfen sitzt auf einem eigentümlich differenzierten Epithelbezirk auf, welcher auch ausser der Laichzeit, wo ihm kein Hornzapfen aufgelagert ist, deutlich von der übrigen Epidermis sich abhebt. An solchen Punkten bestehen die mittleren Schichten der Epidermis aus mächtig grossen Zellen, mit grossen kugeligen Kernen, stark gekörntem Plasmakörper und diese Elemente sind durch sehr breite Intercellularräume von einander getrennt. Die basale Zellenlage besteht meist nicht aus hohen Cylinderzellen, wie in der übrigen Epidermis, sondern ihre Zellen sind leicht abgeplattet. Die beschriebenen grossen mittleren Zellen bilden einen ziemlich scharf abgegrenzten kugeligen Bezirk in der Oberhaut. Zur Laichzeit finden an den oberflächlich diesen Bezirk deckenden Epidermiszellen intensive Verhornungsprozesse statt, welche zu dem vorübergehenden Bestehen der genannten Hornzapfen führen.

Was nun die Anordnung dieser Gebilde betrifft, so stellt sich dies sogar bei ganz nahe verwandten Formen ganz verschieden dar. Am Kopf bilden sie selbständig bestimmte Reihen, am Körper richten sie sich naturgemäss nach den Schuppen. Bei der Barbe sind sie sehr reichlich in der dorsalen Körperhälfte entwickelt und bilden hier auf jeder Schuppe mehrere Längsreihen. Je mehr man sich der Seitenlinie nähert, um so weniger zahlreich werden diese Gebilde auf jeder Schuppe und dafür treten nun eigentümlicherweise Hautsinnesknospen an den entsprechenden Stellen auf. Es besteht also zweifellos hier eine topographische Konkurrenz zwischen diesen beiderlei Organen. Dies geht so weit, dass auf vielen Schuppen eine Längsreihe sich teils aus Perlorganen und teils aus Sinnesknospen zusammensetzt.

Bei Idus sitzen die Perlorgane meist am freien Rand der Schuppe auf der freien Oberfläche, während die Sinnesknospen und Endhügel mehr auf der Mitte der Schuppe angeordnet sind. Hin und wieder sieht man, dass den Perlorganen kleine Erhebungen der Schuppen entsprechen, aber durchaus nicht immer.

Auch findet man vielfach, dass zahnartige Fortsätze auf den Schuppen sitzen, z. B. beim Karpfen, ohne dass die darüberliegende Epidermis irgendwie verändert gewesen wäre, dieselbe zieht gleichmässig über solche Hartgebilde weg. Ferner sah ich sehr häufig, sogar in der Regel, dass Perlorgane keine Prominenzen der Hartschuppe unter sich hatten, die Schuppen waren darunter vielmehr ganz glatt und gleichmässig.

So finden wir bei Knochenfischen auf den Schuppen dreierlei Gebilde: Erstens zahnartige Hartgebilde der Lederhaut, zweitens rein epitheliale Sinnesorgane und drittens ebenfalls rein epitheliale Perlorgane.

Die Gruppe der Amphibien vermittelt den Übergang zum Landleben. Da die Larven und Perennibranchiaten ein vollkommenes Wasserleben führen, so sind diese Formen auf ihre Integumentalorgane zu prüfen, ehe wir diese Gebilde bei wasserlebenden Wirbeltieren vergleichen können. Schuppen fehlen den heute lebenden Amphibien, wir wissen aber, dass fossile Formen Schuppen besassen (Stegocephalen). Dagegen bestehen Epidermoidalorgane verschiedener Art. Wir müssen zwei Stadien bei Amphibien unterscheiden, in welchen sich das Integument sehr verschieden verhält. Die wasserlebenden Larven besitzen lediglich Hautsinnesorgane in der Form von Endhügeln und Sinnesknospen. Hornzapfen finden sich nicht, da der Verhornungsprozess noch nirgends in der Oberhaut besteht, er ist auf die Mundhöhle bei Anurenlarven beschränkt, wo die bekannten Zahngebilde auftreten. Nach der Metamorphose zeigen sich aber eigentümliche Veränderungen an der Oberhaut. Es kommt zum Verhornungsprozess der oberflächlichen Epidermiszellen und es entsteht ein deutliches, gleichmässiges Stratum corneum.

Die Hautsinnesorgane verhalten sich bei den heute lebenden Amphibien verschieden. Bei vielen erleiden sie eine völlige Rückbildung, so bei vielen Anuren und Salamandrinen. Bei anderen aber, z. B. Triton, Pleurodeles, bleiben sie erhalten und sind zur Laichzeit, wo diese Tiere in regelmässig wiederkehrenden Zeiten ein vorübergehendes Wasserleben führen in alter Weise, in oberflächlicher Lage ausgebildet.

Wenn dann die Tiere aufs Trockene gehen, so sinken die Hautsinnesorgane bei (Tritonen z. B.) einzeln in die Tiefe, es bildet sich ein Knospenfollikel, wie ich ihn schon früher schilderte.

Die spezifischen Sinneszellen, im Centrum des Gebildes angeordnet, nehmen eine sehr tiefe Lage ein. Die Stütz- und Deckzellen, sowie die angrenzenden Epidermiszellen verhornen, es bildet sich ein kleiner konischer Hornzapfen, welcher einen schützenden Wall um die Sinneszellen darstellt. Zu einem solchen Organ gelangen zweierlei Nerven: 1. der spezifische Sinnesnerv, der zu den

Sinneszellen tritt, am Kopf Hautäste des Facialis und Trigeminus, am Körper Zweige des Ram. lateralis vagi und 2. sensible Hautnerven, am Kopfe ebenfalls vom Trigeminus, am Rumpf von den segmentalen Spinalnerven kommend. Diese Äste verlaufen zu den an die Sinnesorgane grenzenden Epidermiszellen und stehen somit, wenn auch indirekt, zu den Stützzellen in Beziehung.

In diesem eigentümlichen Verhalten bleiben die Sinnesorgane während der ganzen Zeit des Landlebens dieser Tiere. Suchen die Tiere das Wasser wieder auf, so nehmen die Sinnesorgane wie früher eine oberflächliche Lage ein, die verhornten Zellen werden abgestossen und es bildet sich wieder ein für das Wasserleben geeignetes Hautsinnesorgan aus. Ausser diesen Hautsinnesorganen finden wir bei Tritonen und Verwandten eine reichliche Ausbildung von kleinen Hornhöckerchen, welche aber nicht mit Perlorganen, wie sie bei Teleostiern vorkommen, verglichen werden können. Sie entstehen als kleine, höchstens eine oder zwei Zellen umfassende Hornwarzen und sind nicht auf Hautsinnesorgane zu beziehen. Anders verhält es sich bei Anuren. Bei den meisten erleiden die Hautsinnesorgane mit der Metamorphose eine vollkommene Rückbildung, bei Dactylethra allein fand ich sie erhalten und am Kopf wie am Rumpfe in den bekannten Reihen angeordnet. Es sind aber nicht Reihen einzelner Organe ausgebildet, sondern Reihen von Organgruppen und eine jede Gruppe besteht aus 4—8 Organen, welche eine kleine geradlinige Reihe bilden. Bei Fröschen nun finde ich an Stelle der rückgebildeten Hautsinnesorgane Gebilde, welche sich in nichts von den Perlorganen der Knochenfische unterscheiden. Ich fand solche Gebilde bei Rana esculenta und temporaria kurze Zeit nach der Metamorphose, bei alten Fröschen aber nicht mehr, bei solchen bestanden nur die schon von Merkel geschilderten Tastflecken. Sie gleichen wie früher geschildert, völlig den Perlorganen der Knochenfische, wie diese sich darstellen zu Zeiten ausser der Brunst, wo ein Zapfen verhornter Zellen darauf nicht ausgebildet ist. Ein sehr wichtiger Unterschied besteht nur darin, dass unter Perlorganen der Knochenfische und Amphibien Tastkörperchen fehlen, die doch unter den Tastflecken bestehen. Es wird sich darum handeln, zu untersuchen, ob trotzdem eine genetische Beziehung zwischen beiden Organen besteht.

Ich schreibe den Tastflecken stammesgeschichtlich eine sehr grosse Bedeutung zu, die besonders bei Reptilien ersichtlich wird.

Die Haut der Reptilien ist bekanntlich durch die Ausbildung von Schuppen ausgezeichnet. Wenn auch hier, wie bei Fischen noch in der Lederhaut Schuppen vorkommen, welche aus Knochengewebe bestehen, so sehen wir doch, dass bei den meisten Formen die Epidermis, welche die Schuppen überzieht, an deren Oberfläche mächtige Verhornungserscheinungen auftreten lässt, so dass wir hier

zum erstenmal bei luftlebenden Tieren wirkliche Hornschuppen nachweisen können. Wir haben unter unseren einheimischen Formen Befunde, welche uns zeigen, wie die Knochenschuppe noch neben der Hornschuppe besteht.

So besitzt die Blindschleiche wohlausgebildete Knochenschuppen. Die überziehende Epidermis bildet an der freien Oberfläche der Schuppe eine starke Hornplatte, die Seitenränder und die Unterfläche der Schuppen sind von dünner schichtenärmerer Epidermis überzogen. Bei Eidechsen findet man eine Rückbildung der Knochenschuppe, sie ist nur noch durch zusammengeballte Bindegewebs- und Pigmentzellen angedeutet, ganz rudimentär. Die Hornschuppe allein besteht hier weiter. Eine solche Hornschuppe ist demnach immer eine sekundäre Bildung. Die Anlage ist eine Lederhautpapille und durch sie wird eine Prominenz an der Oberfläche gebildet. Die Epidermis zieht zunächst gleichzeitig darüber hinweg. Nun kommt es nicht mehr zur Bildung einer knöchernen Schuppe in solcher Papille, weil ihre Leistung übernommen wird von einer durch intensiven Verhornungsprozess entstehenden epidermoidalen Hornschuppe. Wenn man ganz zurückgeht in die tieferen Wirbeltiergruppen, so wird die phylogenetische Geschichte einer Hornschuppe noch komplizierter: Den ersten Anstoss zur Bildung von Hartgebilden in der Haut bietet bekanntlich die Epidermis, dadurch, dass sie eine basale Schmelzschicht abscheidet. Als Reaktion auf diese Bildung entwickelt sich in dem unterliegenden Gewebe, aus den Skleroblasten gebildet, die erste Hartsubstanz im Korium, die Anlage der Placoidschuppe. So bietet demnach die Epidermis den ersten Anstoss zur Entwickelung einer Koriumwucherung und letztere entsteht dann unabhängig von Schmelzbildung, sie bedarf der epidermoidalen Anregung später nicht mehr, sie hat sich selbständig gemacht. So entwickeln sich bei Teleostiern Knochenschuppen ohne Schmelz. Bei Reptilien nun wird unter dem Einfluss des Luftlebens die Epidermis wieder in ganz andrer Weise zur Teilnahme an der Schuppenbildung herangezogen.

Wenn ausser diesen Hornschuppen nun auch andere Epidermoidalorgane im Integument vorkommen, so müssen sie ganz naturgemäss zu den Schuppen in topographische Beziehung treten. Wir haben dies bereits bei den Fischen kennen gelernt, wo Hautsinnesorgane und Perlorgane auf den Schuppen und in der Nackengegend auch zwischen den Schuppen angeordnet sind. Hier bei Reptilien haben wir nun ebenfalls auf den Schuppen eigentümliche Organe kennen gelernt. Eine der interessantesten Formen bietet die Blindschleiche, weil bei ihr alle Gebilde zugleich bestehen. In der Koriumpapille entwickelt sich eine Knochenschuppe, die überziehende Epidermis formiert an deren freien Oberfläche eine Hornschuppe und in deren Mittelpunkt findet sich dem blossen Auge sichtbar ein weisslicher Fleck, welcher mikroskopisch betrachtet, sich als ein scharf

begrenzter Bezirk der Epidermis ergiebt. An diesem Bezirk findet sich eine kleine konische Koriumpapille, in deren Innerem 2—4 grosse Zellen quer übereinander liegen. Zu diesen Zellen verlaufen markhaltige Nervenfasern. Ueber dieser Papille findet sich nur ein Stratum corneum glatt weg ziehend, dessen Elemente pigmentlos, abgeplattet, leicht konvex gegen die freie Oberfläche geformt sind und derartig ineinander gefügt sind, dass dieser Bezirk wie eine kleine Uhrschale leicht über die freie Oberfläche der übrigen Schuppenoberfläche prominiert. Diese Gebilde halte ich für homolog den Perlorganen der Knochenfische und den ebenso bezeichneten Organen der Anuren. Das ist weiterhin zu begründen.

Bei Hatteria finden wir auch eigentümliche Flecken auf den Schuppen. Dieselben lassen aber auf dem senkrechten Schnitt keine Koriumpapille erkennen, sondern man findet die Basalfläche der Epidermis ganz glatt und gleichmässig unter solchem Gebilde wegziehend. Die basale Zellenlage aber besteht an der Stelle jenes Fleckes aus grossen fast kubischen, leicht cylindrischen Zellen, doppelt so gross wie die angrenzenden basalen indifferenten Epidermiszellen. Zu diesen grossen basalen Zellen treten ebenfalls, d. h. zwischen ihnen, Nervenfasern in die Epidermis ein. Über den grossen Zellen folgt ein Bezirk des Stratum corneum, welcher ebenfalls wie bei Anguis angeordnete Zellen erkennen lässt, wodurch eine leichte Prominenz entsteht. Der Unterschied, welcher zwischen diesen Organen von Hatteria und Anguis besteht, insofern bei letzterer Form die grossen Zellen in einer Koriumpapille, also subepidermoidal liegen, während sie bei Hatteria die basale Zellenlage der Epidermis selbst bilden, verschwindet, wenn man berücksichtigt, dass bei Anguis embryonal jene Zellen ebenfalls die basale Epidermislage darstellen, d. h. sich noch nicht von der Epidermis abgelöst haben. Mit dem Vorgang der Ablösung bildet sich zugleich eine Koriumpapille, in welcher dann die abgelösten basalen Epidermiszellen, ein sogenanntes „Tastkörperchen“ bildend, übereinander angeordnet sind.

Ähnliche Flecken finden sich bei einheimischen Schlangen auf den Schuppen, z. B. bei Tropidonotus natrix und Coronella laevis. Bei ersterer finden sie sich häufig zu zweien auf jeder Schuppe, deren hinterem freien Rande genähert. Auch bei Krokodilen finden sich solche Organe auf allen Schuppen der ventralen Körperfläche und besonders reichlich am Kopfe, und hier speziell an den Schuppen der Umgebung der Kieferränder. Die Organe hier bei Krokodilen zeigen noch überdies eine Tieflagerung derart, dass sie in der Tiefe eines eingesenkten Epidermisbezirkes sitzen. Sie sitzen häufig zu mehreren auf einer Schuppe.

Die Schuppen der meisten Reptilien sind zu reinen Hornschuppen geworden, dadurch, dass die Knochenschuppen im Korium schwanden. Den Weg zeigen

uns Anguis, wo noch Knochenschuppen sich finden, Lacerta, wo sie in Rudimenten noch bestehen, und Coluber, wo sie ganz geschwunden sind. Die Schuppen selbst sind bilateral symmetrisch gebaute, schwanzwärts gerichtete Organe.

Eine Anordnung in Gruppen kommt ihnen von vornherein nicht zu. Wir haben aber eine Reihe von Gebilden kennen gelernt, welche auf den Schuppen sich ausbilden und dadurch einesteils ähnlich, wie diese in Reihen angeordnet sind, andererseits aber auf der einzelnen Schuppe, in einer Gruppe zusammenstehen können. Solche Organe sind bei Fischen in erster Linie die Hautsinnesorgane. Ich nenne diese in erster Linie, weil sie am allgemeinsten verbreitet sind. Ferner kommen Zahnbildungen vor, bei welchen die Epidermis insofern beteiligt ist, als sie den Schmelz an ihrer basalen Fläche abscheidet. Diese Gebilde beschränken sich auf die Gruppen der Selachier und Ganoiden.

Ferner kommen Perlorgane vor, welche am Kopf in Reihen, am Körper auf den Schuppen in Gruppen ähnlich wie die Sinnesorgane angeordnet sind. Solche Organe kommen bei Knochenfischen verbreitet vor. Dass sie an Stelle von rückgebildeten Hautsinnesorganen durch excessive Verhornung der Epidermiszellen zustande kommen, ist genauer dargelegt worden. Man braucht nicht zu erwarten, dass ein jedes solches Organ noch an der Stelle eines Hautsinnesorganes sich bildet, vielmehr erhalten solche Perlorgane, nachdem sie sich einmal an Stelle zu Grunde gegangener Sinnesorgane gebildet haben, auch eine Selbständigkeit und können sich dann auch selbständig bilden. Wichtig erscheint aber der Nachweis, dass sie an Stelle solcher Sinnesorgane, nach deren Ausstossung, sich bilden können. Die selbständige Entwickelung ist demnach kein primärer Zustand.

Während man den Zahnbildungen von vornherein eine Selbständigkeit in ihrer Ausbildung zuerkennen muss, setzen die Hornzapfen (Perlorgane) andere Epidermoidalgebilde voraus, und zwar Sinnesorgane. Wenn diese zu Grunde gehen, so wuchern zunächst die umgebenden Epidermiszellen stärker, es kommt zur Bildung eines grosszelligen kugeligen Bezirks. Dies ist der Ausgangspunkt für das Perlorgan. An solchen Stellen sieht man nämlich dann die oberflächlichen Zellen unter starker Vermehrung einem Verhornungsprozess erliegen und damit wird ein konischer Hornzapfen gebildet. Solche entstehen bekanntlich nur zu bestimmten Zeiten bei vielen Knochenfischen und zwar zur Brunstzeit. Sie verschwinden nachher, d. h. die Hornzapfen werden abgestossen, die darunter liegenden grosszelligen kugeligen Bezirke aber sind zu allen Jahreszeiten nachweisbar.

Fragen wir nach dem Grunde der Bildung eines solchen Organes, so ist dies naturgemäss ein physiologischer, den wir aber ohne Kenntnis der anatomischen Verhältnisse nicht präzisieren können.

Betrachten wir den Punkt der Oberhaut, an welchem ein Sinnesorgan sich findet, genauer, so wissen wir, dass hier starke Nerven und zwar sowohl spezifische Sinnesnerven zu der Knospe selbst, als auch sensible Hautnerven zur angrenzenden Epidermis verlaufen. Es stellt also dieser Punkt einen besonders empfindlichen Hautbezirk dar. Ferner sind unter den Sinnesknospen stets reichliche Blutgefässe entwickelt, reichlicher als an anderen Stellen unter der Epidermis und zwar gleichgiltig, ob unter der Sinnesknospe eine Papille des Korium entwickelt ist, oder nicht. Berücksichtigt man diese beiden Momente, so ergiebt sich naturgemäss, dass nach Zugrundegehen einer Sinnesknospe eine Vermehrung der umliegenden Epidermiszellen eintreten kann, verursacht durch die grössere Empfindlichkeit dieser Zellen auf äussere Reize, welche durch die reichliche Ausbildung sensibler Nerven ihren anatomischen Ausdruck findet, und unterstützt durch die günstigen Ernährungsverhältnisse, unter welchen diese Epidermiszellen stehen durch die stark entwickelten subepidermoidalen Blutgefässe. So entwickelt sich an Stelle einer Hautsinnesknospe ein anderes Organ, dessen Ausbildung zwar durch die Sinnesknospe veranlasst war, das zu seinem Bau aber keine Elemente der Knospe mehr verwendet. Ein auf diese Weise entstehendes Perlorgan hat als solches nun eine selbständige Bedeutung gewonnen. Da es besonders zur Brunstzeit zu excessiver Ausbildung kommt, hat man es zu den sekundären Sexualcharakteren gerechnet.

Dass Schuppengebilde von den Wirbeltieren mit aufs Landleben übernommen werden, sahen wir bekanntlich an fossilen Amphibien und Reptilien. Dass bei diesen die Koriumhartgebilde verschwinden und an ihrer Stelle der schon bei Fischen angedeutete Verhornungsprozess nun unter dem Einflusse der Luft hochgradiger wird und es somit zur Bildung von Hornschuppen kommt, wurde schon ausgeführt. Wie verhält es sich nun mit den Hautsinnesorganen und den Perlorganen?

Bei Amphibien sahen wir noch beide erhalten. Bei Reptilien bin ich der Meinung, dass nur die Perlorgane übernommen werden. Diesen sind homolog die Organe auf den Schuppen der Schlangen und Krokodile, sowie die von Leydig beschriebenen Tastorgane an den Kieferrändern.

Hautsinnesknospen sind in keiner Form bei Reptilien direkt übernommen worden. Die Perlorgane sind hier anders zu nennen, ich will sie nach Merkel als Tastflecke bezeichnen. Sie sind gleichartiger geworden, insofern sie niemals periodisch Hornkegel bilden, sondern stets ein Verhalten zeigen,

welches dem Zustande eines Perlorganes ohne Hornkegel, also ausser der Brunstzeit entspricht. Diese Gebilde nun treten bei Reptilien, wo sie auf den Hornschuppen sitzen, deutlich als helle Flecken hervor, weil sie weich und pigmentlos bleiben im Gegensatz zu der mächtig verhornten Epidermis in ihrer Umgebung. Bemerkenswert ist, dass diese Organe nirgends mehr, auch am Kopfe nicht, in Reihen auftreten, die sich auf die Reihen der Sinnesorgane im Verlauf des Ramus lateralis vagi und Trigeminus beziehen lassen. Dies hängt damit zusammen, dass sie selbständige Gebilde geworden sind und nicht mehr von den spezifischen Sinnesnerven abhängig sind.

Zu beachten sind noch die Schuppenbildungen von Hatteria und Chamäleo. Hier sind nämlich nicht alle Schuppen gleichartig ausgebildet, oder nur wie bei Schlangen und Eidechsen an der Rücken- und Bauchfläche des Körpers verschieden, sondern überall am Körper, und am schönsten an der Rückenfläche erkennt man, dass zwischen grösseren Schuppen stets mehrere kleinere angeordnet sind. Ferner sind hier die Schuppen nicht dachziegelartig übereinander gelagert und somit jede einzelne bilateral-symmetrisch gebaut, sondern sie formieren einfache Platten oder kleine Warzen, welche keine Andeutung einer bilateralen Symmetrie zeigen.

Ehe wir nun zu den beiden höchstentwickelten Wirbeltiergruppen kommen, ist nochmals festzustellen, dass wir die Hautsinnesorgane als die bei niederen Wirbeltieren am allgemeinsten verbreiteten Epidermisorgane finden. Schuppen als Integumentalorgane bestehen nicht so allgemein. Wo sie auftreten, sieht man topographische Beziehungen zwischen ihnen und den Hautsinnesorganen sich ausbilden. Die Hautsinnesorgane stellen den Boden dar, auf welchem sich unter Zugrundegehen der spezifischen Sinneszellen andere Organe ausbildeten, so die Perlorgane der Knochenfische, die bei Amphibien und Reptilien noch bestehen. Dieselben sind ursprünglich ganz in der Epidermis gelagert, so fanden wir sie bei Anuren und unter Reptilien bei Hatteria und Anguisembryonen. Mit ihrer Ausbildung war bald ein lokaler Verhornungsprozess verbunden, bald nicht. Bei Cryptobranchus unter Amphibien konnte ich nachweisen, wie solche Epidermiszellen der tiefen Lagen sich ablösten und im Bindegewebe einer Koriumpapille tastkörperchenartige Gebilde hervorgehen liessen. In einem Falle konnte ich bei Cryptobranchus einen Zustand nachweisen, der ganz dem Epidermis-Tastorgane von Hatteria entsprach. So ergiebt sich ein interessanter phylogenetischer Zusammenhang aller dieser Organe, deren Ursprung in den Hauptsinnesorganen zu erblicken ist, ohne dass sie die Elemente von solchen zu ihrem Aufbau benutzen. Kompliziert erscheint diese Ableitung durch die Erscheinung, dass bei höheren Formen die Perl- und Tastorgane als solche von vornherein sich entwickeln. Sie haben als solche Selbst-

ständigkeit erworben und es geht ihrer Bildung nicht mehr die Ausbildung eines Sinnesorgans voraus.

Hat man das Recht Perlorgane, unter welchen keine Tastkörperchen liegen, und die Tastflecken der Amphibien und Reptilien für homologe Bildungen zu halten? Darauf habe ich schon bei der Besprechung der Befunde bei Amphibien eine bejahende Antwort gegeben. Es wird sich immer dann ein Perlorgan ohne Tastkörperchen bilden, wenn seiner Bildung die Ausstossung eines Hautsinnesorganes vorausgeht. Dann sind mit den Elementen des Hautsinnesorganes die Zellen, welche ein Tastkörperchen bilden können, beseitigt. Es sind das aber nicht die spezifischen Sinneszellen mit ihrem Nerven, dieser Apparat ist rückgebildet, es sind vielmehr die Stützzellen, welche mit sensiblen Hautnerven in Beziehung stehen.

Bei Cryptobranchus sehen wir, wie aus Resten der Sinnesorgane tastkörperchenartige Zellenballen entstanden. Wahre Tastkörperchen können nur dann zu stande kommen, wenn sich an einem Punkte der Haut in der Epidermis ein perlorganartiges Gebilde differenziert, ohne dass es hier zuvor zur Ausbildung und Ausstossung eines Nervenendhügels kam. Dann sind alle Epidermiszellen hier in der Anlage enthalten und es bilden sich einerseits unter Ablösung sensibler Zellen in der Lederhaut Tastkörperchen, anderseits tritt in der Oberhaut eine perlorganartige Differenzierung auf. Nur auf diese Weise sind die Flecken auf den Schuppen der Reptilien verständlich.

Wie verhalten sich hierzu nun die Vögel und Säugetiere mit Feder- und Haargebilden?

Ich bin der Ansicht, dass die Vögel mit ihren Federbildungen sich an die Reptilien direkt anschliessen, während die Säugetiere auch durch ihre Haargebilde den Amphibien näher stehen, wohlzuverstehen aber leite ich sie nicht etwa von den heute noch lebenden Amphibien ab. Dies habe ich auch nirgends ausgesprochen, denn diese Gruppe stellt doch bekanntlich den Rest einer früher sehr formenreichen Wirbeltiergruppe dar, einen Rest, der von jener Gruppe aus noch eine weitgehende Rückbildung erlitten hat, und mit diesen Zuständen will ich selbstverständlich die heutigen Säugetiere nicht in stammesgeschichtliche Beziehung bringen. Die Feder nimmt ihre Entwickelung in einer durchaus mit der Entwickelung der Reptilienschuppe übereinstimmenden Weise. Sie entsteht als eine Koriumpapille, über welche die Epidermis zuerst glatt hinwegzieht. Diese Schuppe bildet aber nicht allein die Anlage der Feder. Wenn der intensive Verhornungsprozess an der überziehenden Epidermis auftritt, so kommt es bald auch zur Ausbildung

von seitlichen Hornstrahlen, welche von Schaft aus sich entwickeln. In Federspule und Schaft sehe ich allein des Homologen der Reptilienschuppe. Die Seitenstrahlen, welche die Fahne der Feder bilden, sind in der Hornschuppe nicht angelegt, sondern sind fraglich in ihrer Herkunft. Dass man sie einfach als Weiterdifferenzierung des Schaftes deutet, ist das Bequemste, giebt aber keine Erklärung für ihre Entstehung. Wir haben aber auf den Reptilienschuppen in den Tastorganen eigentümliche Gebilde offenbar sehr alter Herkunft kennen gelernt, für deren völligen Untergang durchaus kein Grund vorliegt, selbst nicht, wenn sie bei vielen Reptilien wirklich eine Rückbildung erfahren haben. Die Anordnung dieser Gebilde auf den Schuppen ist, wie wir oben sahen, bald ein paarige, derart, dass eines oder mehrere solcher Organe jederseits vom medianen Schuppenkiel angeordnet sind, oder sie sind unpaar gelagert. Die unpaaren einfachen Organe liegen entweder central auf der Schuppe, oder nahe dem hinteren Rande besteht nur auf der e i n e n Seite des Kiels ein solches Organ. Diese Lagerung fasse ich nicht als das primitive Verhalten auf, sondern ein solches zeigt die Tastorgane längs des hinteren Schuppenrandes in einer bogenförmigen Reihe gelagert, wie bei Hatteria. Bei Coronella ist von L e y d i g eine Anordnung dieser Organe auf Schuppen des Kopfs geschildert nnd abgebildet worden, wo dieselben biserial auftraten, sodass längs der Seitenränder einer lang ausgewachsenen Schuppe je 7 solcher Organe sitzen. Auf der Schuppe sitzen somit im ganzen 14 Tastflecken. In einem solchen Gebilde kann man die Grundlage einer Feder erblicken, es sind anatomisch alle Teile der Vogelfeder, d. h. des Schafts und der Fahne vorgebildet, es fehlt nur die Tieflagerung des Organs.

Es bleibt die Berechtigung dieser Auffassung zu erläutern. Wenn an Stelle der Tastflecken auf der Schuppe Hornzapfen beständen, wie sie die Perlorgane darstellen, so würde für Jeden das Zustandekommen der Federfahne leicht ersichtlich sein. Über die Beziehungen zwischen Tastflecken und Perlorganen habe ich schon oben berichtet. Man hat für die Verhältnisse bei Reptilien die Befunde bei Knochenfischen und Amphibien heranzuziehen. Die Perlorgane bei Knochenfischen besitzen nicht immer Hornzapfen, sondern solche bestehen nur zur Brunstzeit und nachdem sie abgeworfen wurden, besteht in der übrigen Zeit des Jahres das weiche kugelige Keimlager in der Epidermis, das sogar eine geringere Ausbildung der Strat. corneum zeigt, als die angrenzende indifferente Epidermis. Bei Anuren sahen wir beim Frosch nach der Metamorphose typische Perlorgane mit Hornzapfen bestehen, später aber fallen die Hornzapfen weg und es bilden die darunter liegenden Zellen den epidermoidalen Teil eines Tastflecks, der gerade so gebaut ist wie die gleich benannten Gebilde auf den Reptilienschuppen. Wie wir bei Teleostiern und Amphibien eine genetische Beziehung zwischen Hautsinnes-

organen und Perlorganen erkannten, so sehen wir bei Amphibien unzweifelhaft eine Beziehung zwischen Perlorganen und Tastflecken bestehen. An solchen Stellen, wo früher ein intensiver Verhornungsprozess einen Hornzapfen hervorgehen liess, tritt der Verhornungsprozess wieder ganz in den Hintergrund. Nehmen wir nun an, dass dieser Prozess sich wieder steigert, so sehen wir auf der Reptilienschuppe Hornzapfen in biserialer Anordnung bestehen, in welchen man die Gruudlage der Federfahne erblicken kann. Vielleicht bieten hier die Verhältnisse bei Geckonen noch eine weitere Stütze. Leider habe ich nicht hinreichend frische Objekte hierfür zur Untersuchung gehabt.

Die Federn sind bekanntlich in Fluren angeordnet, welche mit Anordnungen der Reptilienschuppen verglichen werden können. Nirgends aber findet man einfache Längsreihen am Körper oder Reihenbildungen am Kopfe, wie sie die Hautsinnesorgane der niederen Wirbeltiere erkennen lassen. Solche Reihenbildungen fehlen den Schuppen bei sämtlichen Wirbeltieren, auch bei Reptilien.

Gehen wir nun zu den Haargebilden der Säugetiere über, so ist durch das Vorhergehende wohl eine genügende Basis geschaffen, welche uns eine Ableitung dieser für die Säugetiere charakteristischen Hautorgane gestattet. Die Entwickelung der Haare ist in Hinsicht auf die Anlage des Einzelorganes sowohl als in der topographischen Verteilung am Säugetierembryo ganz anders, als dies sich bei den Schuppenanlagen der Reptilien und Federanlagen der Vögel verhält. Nicht eine Koriumpapille stellt die erste Anlage dar, sondern eine lokale Vermehrung der Zellen der tiefsten Zellenlage der Epidermis, zugleich mit einer knospenförmigen Anordnung dieser Zellen, welche eine hohe Cylinderform annehmen. In dieser Anlage stimmen alle Haaranlagen der von mir untersuchten Säugetiere überein. Was nun die Anordnung der ersten Haaranlagen betrifft, so erscheint von grosser Bedeutung, dass sie am Kopfe stets zuerst auftreten und zwar in Reihen, welche übereinstimmen mit der Reihenanordnung der Hautsinnesorgane der Fische und Amphibien. Sie folgen darin dem Verlauf der drei Hautäste des Trigeminus. Man kann eine supraorbitale, eine infraorbitale, eine Ober- und Unterlippen- und ferner submentale und jugale Reihe unterscheiden.

Diese Reihen sind bald lang ausgezogen, bald sitzen die Haaranlagen einer Reihe dicht zusammen, immer aber lassen sie diese äusserst charakteristische Anordnung erkennen. Dass es sich hier um ein den Haaren primär zukommendes Verhalten handelt, ergiebt die Thatsache, dass ausser bei Monotremen dieser Zustand bei allen Säugetieren besteht. Diese zuerst auftretenden Haaranlagen erfahren auch nirgends eine Ausbildung zu Stacheln, sie behalten vielmehr auch bei allen Säugetierformen, welche am Körper mit einem Stachelkleid versehen sind, den Bau eines typischen Haares bei. Dieser Bau

ist bei allen Formen ein durchaus gleichartiger, denn Verschiedenheiten in der Form des Querschnittes eines Haarschaftes sind nebensächliche Äusserlichkeiten, welche das Wesen des Baues eines Haares mit seinem Follikel nicht beeinflussen können.

Ich habe oben (S. 298) ausgeführt, wie durch verschiedene Ausbildung von Mark, Rinde oder Oberhäutchen Verschiedenheiten im Bau des Haarschafts auftreten, die aber alle leicht von dem typischen Zustand des Haares abgeleitet werden können.

Nachdem sich die Anlagen der grossen Tasthaare am Kopfe in der oben angeführten Form gebildet haben, treten die Anlagen der Haare am Rumpfe erst auf. Bei einigen Formen der Karnivoren und Wiederkäuerembryonen konnte ich Längsreihenanordnungen der hier zuerst auftretenden Haaranlagen nachweisen, welche eine überraschende Ähnlichkeit mit den Längsreihen der Hautsinnesorgane niederer Wirbeltiere ergaben. Später treten dann über den ganzen Körper verbreitete Haaranlagen auf. Zum Teil rühren diese direkt her von den Längsreihen am Rumpf, wie sich dies aus Vergleichung der Taf. VIII, Fig. 8 und 9, sowie Textfigur 15, S. 285 ergiebt. Eine solche Auflösung der Längsreihen, die zu einer unregelmässigen Verteilung der Anlagen führt, mag mit dem ungleichen Flächenwachstum des Integuments zusammenhängen, welch letzteres nicht überall gleichmässig der Volumzunahme des Körpers unter Ausbildung der inneren Organe folgt. So rücken die ursprünglich in einer Längsreihe regelmässig angeordneten Haaranlagen der Länge und der Quere nach ungleichmässig auseinander und erhalten dadurch eine unregelmässige Anordnung. Anders dürfte die Auflösung der Längsreihen nicht verständlich sein. Von grosser Bedeutung ist, dass die Haaranlagen alle zuerst einzeln auftreten, dass die Gruppenstellung der Haare in der Ontogenie später auftritt, wenn die Haaranlage schon zur Follikelbildung in die Tiefe gerückt ist. Dann entstehen vom ersten Follikel aus Sprossenbildungen, welche zur Entwickelung von Nebenhaaren führen. So entsteht also eine Gruppe von Haaren durch Teilung von einer einheitlichen Anlage aus. Hierdurch ist, wie mich dünkt, ein ganz fundamentaler Unterschied gegenüber Schuppenbildungen und Federgebilden geboten. Aber auch anderen Epidermisgebilden gegenüber unterscheidet sich hierdurch die Entwickelung der Haare in ganz wesentlicher Beziehung. Dies sind die Perlorgane und Warzenbildungen, welche wir bei niederen Wirbeltieren kennen gelernt haben. Es ist ein sehr billiges Verfahren, wenn man diese Art des Zustandekommens von Haargruppen einfach als eine Erwerbung des Haarkleides bezeichnet, um doch die Ableitung eines Haares von einer Schuppe festzuhalten. Es ist nichts weiter, als eine willkür-

liche Beseitigung einer Schwierigkeit, wodurch in keiner Weise eine Erklärung für diese Vorgänge geboten wird. Ausser den Haargebilden giebt es nur eine einzige Art von Epidermoidalorganen, welche sich durch Teilung aus sich selbst heraus vermehren und deren Teilungsprodukte dabei den ganz gleichen Bau in seiner ganzen Komplikation zeigen, wie ihn das erste Mutterorgan besitzt. Dies sind die Hautsinnesorgane der wasserlebenden Wirbeltiere und der Amphibien. Von diesen ist es längst bekannt, dass sie sich teilen können und die so vielfach zu beobachtende Gruppenstellung dieser Organe ist die Folge ihrer Vermehrung durch Teilung. In der gleichen Weise ist die durch Sprossenbildung von einer Anlage aus zu stande kommende Gruppenbildung der Haare zu verstehen. Dass eine Gruppe von Schuppengebilden durch Sprossung aus einer einheitlichen Anlage entstehe, ist überhaupt undenkbar. Auch bei Federbildungen kommen Sprossungen verschiedener Federfollikel von einer einfachen Anlagen aus niemals vor. Von den Hautsinnesorganen hebe ich hervor, dass ihre Gruppenanordnung auch ohne Beziehung zu Schuppen zu stande kommt.

Die Perlorgane stehen am Kopf in Reihen und lassen hier keine Gruppen erkennen. Dagegen treten sie auf den Schuppen am Körper in Gruppen auf. Ich fasste sie als ursprünglich nicht selbständige Organe auf, sondern liess sie entstehen an Stelle zu Grunde gegangener Hautsinnesorgane. Sie finden also, wenn die Hautsinnesorgane, abgesehen von ihrer selbständigen Gruppenanordnung, nun durch ihre Anordnung auf Schuppen, eine, auch durch letztere weiter fixierte Gruppenstellung einnehmen, ganz naturgemäss, wenn die Sinnesorgane ausgestossen werden, ihre Gruppenanordnung auf den Schuppen vorbereitet. Es ist mir aber nie vorgekommen, dass ich eine selbständige Vermehrung der Perlorgane durch Teilung hätte nachweisen können und dass durch diese ihre Gruppenanordnung bedingt gewesen wäre. Durch diese Thatsachen stellen sich die Haare der Säugetiere auch in einen scharfen Gegensatz zu den Perlorganen verschiedenster Ausbildung und es lässt sich dieser Gegensatz durch keine Deutungsversuche beseitigen.

Man hat bekanntlich die Gruppenstellung der Haare auf Schuppen bezogen (Weber) und darin kann einige Berechtigung liegen. Vollkommen unverständlich ist mir aber, wie man darauf eine phylogenetische Ableitung der Haare von Schuppen begründen wollte (Weber, de Meijere). Durch alle die im übrigen interessanten Beobachtungen der genannten Autoren wird nicht die mindeste Aufklärung über die Phylogenie des Haares gegeben. Von seiten dieser Autoren wurde nicht auf die von meiner Seite erfolgte thatsächliche Begründung meiner Auffassung der Herkunft der Haare eingegangen, man hat nur die Richtigkeit meiner Ansicht bezweifelt, ohne diese Ablehnung so zu

begründen, dass aus der Ableitung der Haare von Schuppen der Bau des Haarfollikels verständlich würde. Derartige Anzweifelungen sind sehr leicht, ich sehe mich aber auch nicht veranlasst, ihnen hier weiter entgegenzutreten. Das ist in meinen Ausführungen hinreichend geschehen. Hinsichtlich des Widerspruchs, den meine Auffassung der Haare von Seiten Poulton's erfahren hat, der sich auf seine Befunde bei Ornithorhynchus stützt, weise ich darauf hin, dass diese Form durchaus kein primitives Verhalten des Integumentes zeigt und betone ganz besonders, dass die Phylogenese der Haare nicht aus der alleinigen Kenntnis der Verhältnisse bei Säugetieren aufzuklären ist.

Die Bedenken, welche Leydig neuerdings ausgesprochen hat, gehen dahin, dass er im Hautsinnesorgan der wasserlebenden Wirbeltiere nicht die Teile, welche das Säugetierhaar zusammensetzen, erkennen kann. Im Speziellen bezweifelt Leydig das Bestehen einer dem Oberhäutchen der Haare entsprechenden Schicht von Deckzellen. Ich muss hierzu betonen, dass ich schon mehrfach darauf hinwies, wie eine grosse Anzahl von Hautsinnesorganen besonders bei Knochenfischen dieser Deckzellen thatsächlich entbehre. Ich habe hinsichtlich ihres Baues mehrere Formen von Hautsinnesorganen beschrieben, finde aber die Grundlage der Haare ausschliesslich in den Endhügeln. Solche entbehren niemals der Deckzellen. Ich verweise hierüber auf meine Schilderungen und Abbildungen. Wenn Leydig mir vorwirft, ich liesse den spekulativen Gedankengang weiter gehen, als die Thatsachen erlaubten, so bemerke ich, dass ich mir nur erlaube, die Thatsachen mit einander zu vergleichen, und die aus der Vergleichung sich folgerichtig ergebenden Schlüsse führen zu einem Ergebnis, welches die Entwickelung und den Bau der Säugetierhaare verständlich macht, was bisher auf anderem Wege nicht möglich war.

Ich habe früher schon hervorgehoben, dass man die Herkunft der Säugetierhaare von dieser Tiergruppe allein aus nicht erkennen kann, aus dem einfachen Grunde, weil die Haare aller Säugetiere im wesentlichen völlig gleichen Bau besitzen. Man kann keine einfachen und komplizierteren Haare unterscheiden. Verschiedenheiten bestehen nur in der stärkeren Ausbildung sekundärer Hilfsapparate, wie z. B. der Blutgefässe bei den Sinushaaren. Selbst wenn bei Säugetieren ausser Haaren Schuppen auftreten, so sind diese beiden Organe stets vollkommen scharf unterscheidbar, man findet nirgends auch nur die leiseste Andeutung, dass Übergänge von einem zum andern Gebilde in deren Bau bestände. Wenn aber Schuppen und Haare nebeneinander auftreten, so besteht wieder eine topographische Beziehung. Die Haare sitzen zwischen, oder was noch wichtiger und interessanter ist, sie sitzen auf dem hinteren freien Rande

einer Schuppe auf. Wir können also die Beziehung zwischen einer Schuppe und einer Haargruppe von Säugetieren in der Form präzisieren, dass auf einer primären Erhebung des Korium, welche die Anlage einer Schuppe bildet, eine Gruppe 3—5 und mehr Haaranlagen aufsitzen. So wird die rein topographische Beziehung zwischen Haar und Schuppe wohl hinreichend klar bezeichnet sein. Wir haben nun Hautsinnesorgane und Perlorgane als Gebilde kennen gelernt, welche auf den Schuppen der verschiedenen Wirbeltiergruppen angetroffen werden. Sind die Haare als selbständige Bildungen nun einfach diesen Organen anzureihen, oder stehen sie in genetischer Beziehung zu einer Form dieser Organe und von welcher Form und in welcher Weise sind sie davon abzuleiten.

Wenn wir den Standpunkt einnehmen, dass die Haare der Säugetiere als solche entstanden sind und nicht von Hautorganen niederer Wirbeltiere übernommene, aber in spezieller Richtung ausgebildete Organe darstellen, so sind naturgemäss alle Fragen betreffs der Herkunft der Haare abgeschnitten. Geht man aber von der Voraussetzung aus, dass, ebenso wie der ganze Organismus der Säugetiere sich aus niederen Wirbeltieren herausentwickelt hat, auch deren Organe mit übernommen wurden, so wird man auch folgerichtig nach Organen suchen, welche die morphologische Grundlage der Haare darstellen.

Man hat seither meistens die Haare und die Federn für phylogenetisch gleichen Ursprungs gehalten und sie von der Reptilienschuppe abgeleitet. Vor zwei Jahren versuchte ich die Haare von den Federn ganz zu trennen, und während die letzteren von Reptilienschuppen ableitbar sind, nur, wie ich ausführte, noch kompliziertere Gebilde darstellen, suchte ich darzuthun, dass die morphologische Grundlage für die Haare in den Hautsinnesorganen zu suchen sei. Ich ging bei dieser Auffassung von der Entwickelung und dem Bau des einzelnen Haares aus und berücksichtigte dabei besonders auch die Innervation. Obgleich in dieser Hinsicht für das Haar eigentlich der ganze Bau und ebenso die Gleichartigkeit im Bau der Haare sämtlicher Säugetiere vollkommen verständlich wird, ist meine Anschauung doch vielfach bestritten und eigentlich nirgends beifällig aufgenommen worden. Darum habe ich nun die Untersuchung dieser Frage von einer ganz anderen Seite unternommen und auf eine breitere Basis gestellt. Es galt die Epidermis sämtlicher Wirbeltiergruppen zu untersuchen und die Epidermoidalorgane ebenso nicht nur bei einzelnen, sondern bei allen Gruppen zu untersuchen und einer Vergleichung zu unterziehen. Es besteht ein in vielen sorgfältigen Arbeiten niedergelegtes sehr reiches Material von bekannten Thatsachen, welche eine solche Untersuchung wesentlich erleichtern. Wenn wir zunächst ganz vom Bau des Haares absehen, so wissen wir erstens, dass Haare am Kopf bei sämtlichen Wirbeltieren in sehr konstanten und charakteristischen

Reihenanordnungen vorkommen und dabei einzeln gestellt sind. Im übrigen zeigen die Haare sämtlicher Säugetiere die Eigentümlichkeit, in Gruppen angeordnet zu sein, welche an verschiedenen Körpergegenden ungleich sind.

Diese Gruppenanordnung hat man wohl mit Recht als eine Beziehung der Haare zu Schuppen aufgefasst. Diese Beziehung ist indessen eine rein topographische, sie giebt noch nicht die Berechtigung, die Haare als weiter differenzierte Schuppen zu betrachten.

Bei manchen Reptilienformen kommt allerdings eine scheinbare Gruppenstellung von Schuppen vor, derart, dass zwischen grösseren Schuppen kleinere angeordnet sind: Chamaeleo, Gecko, Hatteria. Bei anderen, z. B. Crocodilus bilden einzelne grosse Schuppen gleichmässige Reihen über den Rücken. Nirgends aber findet man in Reihen angeordnete Einzelschuppen am Kopf, welche mit der Anordnung der Tasthaare am Kopf der Säugetiere im entferntesten zu vergleichen wäre und dieser Anordnung muss ich eine sehr grosse Bedeutung beimessen, weil sie so gleichartig besteht, dass sie sicher von vornherein dem Haarkleide zukam. Bei aller Verschiedenartigkeit in der Gruppenstellung der Haare bei Säugetieren findet sich die Anordnung der Tasthaare auffallend gleichartig.

Somit ergiebt sich als sicher, dass Haare teils einzeln gestellt ohne Beziehung zu Schuppen von vornherein angeordnet waren, andererseits aber ihre Anordnung zu Gruppen von Schuppen übernommen haben können. Wir haben aber ferner gesehen, wie eine solche Haargruppe von einer einfachen Anlage aus sich durch mehrfache Sprossung bildet. Man könnte somit annehmen, dass die einfache Anlage einer solchen Haargruppe einer Schuppenanlage homolog wäre. Dann müsste man das Zustandekommen der Gruppe durch mehrfache Sprossen von derselben Anlage als einen von den Haaren sekundär erworbenen Entwickelungsmodus betrachten. Dies wäre eine durch nichts begründete Behauptung, welche die Thatsachen in keiner Weise erklärt.

Wenn ich somit die Haare der Säugetiere von Organen ableite, welche auf den Schuppen niederer Wirbeltiere standen, oder auch zwischen denselben, so kommen hier nur drei Formen von Organen in Frage: 1. die Zahnbildungen, 2. die Perlorgane-Tastorgane und 3. die Hautsinnesorgane.

Die Zahngebilde sind meines Erachtens ganz auszuschliessen.

Sie zeichnen als Hautorgane, an deren Bildung die Epidermis teilnimmt, die Gruppen der Selachier und Ganoiden aus. Bei anderen Fischen gehen Zahn- und Leistenbildungen allein von der Lederhaut aus, die Epidermis nimmt nicht teil daran. Wenn auch die Zahngebilde mit ihrem bindegewebigen (Dentin) und ihrem epithelialen (Schmelz) Bestandteil sich in der Mundhöhle sämtlicher Wirbeltiere erhalten haben, so genügt doch nicht der Grund, dass

sie bei den genannten Fischklassen auf den Schuppen angeordnet sind, um an solche Gebilde die Haare der Säugetiere anzuschliessen, denn keine einzige andere Thatsache giebt den geringsten Anhalt zur Vergleichung.

Die Thätigkeit des Epithels äussert sich an dessen basaler Fläche, an welcher die Zellen Schmelzprismen abscheiden. Diesen epidermoidalen Hartgebilden kommt frühzeitig schon nicht mehr die wesentliche Rolle beim Aufbau des Zahnes zu, die vielmehr von den des Dentin bildenden Odontoblasten übernommen wird. Unter Berücksichtigung dieser Verhältnisse fällt die Möglichkeit der Ableitung nicht nur der Haare, sondern auch anderer Epidermoidalgebilde bei niederen Wirbeltieren fort. Von letzteren hat man lokale Verhornungen, welche auf Schuppenzähnen auftreten, mit Zahnbildungen verglichen (Emery), doch hat dies mit einer schmelzbildenden Thätigkeit der Epidermis offenbar nicht das geringste zu thun, solche Vergleichung ist eine rein willkürliche.

Betrachten wir nun die Perlorgane, so sind diese bereits von Leydig als Vorläufer der Haare in Anspruch genommen worden. Leydig hat einige Fischformen beschrieben, bei welchen diese Organe auch eine Tieflagerung einnehmen. Die Perlorgane kommen nun nicht allein den Knochenfischen zu, sondern finden sich auch bei Amphibien, wie oben ausgeführt und die eigentümlichen Organe auf den Schuppen vieler Reptilien sind ebenfalls direkt von ihnen ableitbar. Sie stehen als Epidermoidalgebilde jedenfalls den Haaren viel näher, als die Hautzähne der Selachier, insofern sie Horngebilde darstellen. Der Vorgang der Verhornung allein kann aber keinen Grund abgeben, Organe der Oberhaut, welche diesen Prozess zeigen, ohne weiteres für homolog zu halten, denn erstens stellt sich dieser Prozess bei vielen im Wasser lebenden und bei allen luftlebenden Wirbeltieren an den Elementen der gesamten Epidermis ein und ferner sehen wir ihn in lokal vermehrter Weise viele Oberhautorgane bilden, welche sicherlich als Organe nicht homolog sind. Die Nagel-, Krallen- und Hufbildungen sind doch, obgleich sie Hornorgane bilden, ganz verschieden von den Hörnerbildungen der Wiederkäuer, von den Hornzähnen der Cyclostomen und Batrachierlarven, von den Schuppenbildungen der Sauropsiden und Säugetieren und den Feder- und Haargebilden der Vögel und Säugetiere. Die Hornsubstanz ist wohl im fertig gebildeten Zustand chemisch im wesentlichen gleich. Wenn so verschiedene Organe aus der gleichen Substanz aufgebaut sind, so erklärt sich dies aus der angeführten Thatsache, dass die ganze Epidermis an ihrer Oberfläche verhornen kann, es kann dieser Prozess somit verschiedene Organe in gesteigertem Maasse ergreifen. Dies macht aber auch verständlich, dass unter gewissen äusseren Verhältnissen Organe, in deren ursprünglichen Bau von Verhornung nichts zu erkennen ist, diesem Prozess unterliegen können, sofern sie sich aus Elementen der Epidermis zusammensetzen.

Die Perlorgane habe ich oben schon in gewissem Sinne mit den Sinnesorganen in Beziehung gebracht, so zwar, dass die Elemente der Sinnesorgane nicht zu ihrem Aufbau verwendet werden. Die Sinnesknospe verödet und die Epidermiszellen ihrer Umgebung wuchern und verhornen. Es ergiebt sich daraus, dass ein jedes einzelne dieser Perlorgane sich selbständig bilden muss, dass nicht mehrere durch Teilung aus einer Anlage hervorgehen können. Die Anordnung der Perlorgane richtet sich naturgemäss nach derjenigen der Hautsinnesorgane, sie treten also erstens am Rumpf und ferner in Reihen am Kopf auf. Aber sie finden sich am Kopf nicht in den Reihen, in welchen die Tasthaare bei Säugetieren auftreten, aus dem einfachen Grunde, weil in diesen Reihen bei Knochenfischen, welche Perlorgane besitzen diese Hauptreihen der Sinnesgane in Kanälchen eine Tieflagerung einnehmen und die Bildung eines Perlorgans kann nur an oberflächlich angeordneten Organen eintreten. Ausser der Reihenanordnung lassen also die Perlorgane auch eine Gruppenstellung auf den Schuppen der Knochenfische erkennen. Wenn ich nun die Ableitung der Haare von solchen auf den Schuppen nachweisbaren Perlorganen, wie dies Leydig angiebt, nicht für richtig halte, so geschieht es, weil erstens die Perlorgane in der für die Tasthaare so charakteristischen Anordnung am Kopfe bei keinem Wirbeltier nachweisbar sind. Ferner ist auch der Bau der Perlorgane kein solcher, dass die Besonderheiten im Bau des Haares verständlich würden. Leydig will in oberflächlichen stärker verhornten Zellen auf Perlorganen ein Oberhäutchen erblicken, ich kann dem nicht beistimmen. Es ist schon sehr riskiert, die Säugetiere hinsichtlich ihres Haarkleides an die Knochenfische anzuschliessen. Leydig hätte dann doch weiter Bildungen bei Amphibien und Reptilien anführen müssen, welche in ihrem Bau die Säugetierhaare vorbereiten. Leydig hat nur die Schenkelorgane der Eidechsen als solche bezeichnet. Aber in deren Bau besteht auch nicht die geringste Möglichkeit, ein Säugetierhaar davon abzuleiten. Leydig legt zu grossen Wert auf den Prozess der Verhornung. Damit ist nichts auszurichten. Das zeigt folgende Überlegung. Die oberflächlichen Schichten der Oberhaut bei verschiedenen Wirbeltierklassen müssen wir für homolog halten. Diese Schicht besteht bei Bdellostoma aus zahlreichen Lagen von Schleimzellen, bei Säugetieren aus zahlreichen Lagen verhornter Zellen. Hieraus muss man schliessen, dass Organe, welche bei höheren Formen aus verhornten Elementen bestehen, bei niederen Wirbeltierformen durchaus nicht in gleicher Form vorgebildet sein müssen. Die Differenzierung der homologen Elemente hängt nur ab von den äusseren Verhältnissen, unter welchen sie existieren und den ihnen daraus für den Organismus erwachsenden Leistungen.

Es entbehrt, wie gesagt, die Anschliessung der Säugetierhaare an Hautgebilde der Knochenfische des genügenden, vergleichend-anatomischen Beweises. Die Teleostier sind eine so speziell ausgebildete und abseits stehende Gruppe der niederen Wirbeltiere, dass wir die Säugetiere wohl auch in Beziehung der Differenzierung des Integuments nicht unmittelbar von ihnen ableiten dürfen. Ich habe zwar nachgewiesen, dass Perlorgane auch bei Amphibien vorkommen und wir sehen auch, dass von ihnen ableitbare Organe auf den Reptilienschuppen gefunden werden. Wir konnten uns sogar vorstellen, dass in solchen Gebilden die anatomische Grundlage für die Komplikationen im Bau einer Vogelfeder speziell der Fahne der Feder geboten sei, aber das Säugetierhaar davon abzuleiten hat keine Berechtigung.

Bisher hatte ich bei diesen Fragen nur die Verteilung der Integumentalorgane auf dem Körper im Auge. Dabei war weder eine Ableitung des Haares von einer Fisch-, Amphibien- (Stegocephalen-) oder Reptilienschuppe beweisbar, noch von Zahn- oder Perlorganen, welche eine Gruppenanordnung auf Schuppen erkennen liessen. Wir haben aber die wichtigen Hautsinnesorgane kennen gelernt, welche die weiteste Verbreitung als Epidermoidalorgane bei niederen Wirbeltieren zeigen. In ihrer Anordnung im Einzelnen und ihrer Verteilung auf dem Körper lassen sich nun überall, in allen Punkten für das Haarkleid der Säugetiere Beziehungen klar und deutlich nachweisen. Vor allem ist die Vorstellung aufzugeben, dass die Hautsinnesorgane sich auf die am Kopf und Rumpf bekannten Reihen beschränken. Schon Merkel u. a. haben darauf hingewiesen, dass ihre Verbreitung auf dem Körper eine viel reichlichere sei. Ich weise auf meine Schilderungen hin, aus welchen sich ergiebt, dass Sinnesorgane bei Fischen über den ganzen Körper verbreitet sind und auch in dichten Massen an der Oberfläche der Flossen bestehen, wo sie in Längsreihen zwischen den Strahlen angeordnet sind. Man hat im Hinblick auf den Bau verschiedene Formen zu unterscheiden, im wesentlichen finden sich aber stets gleiche Verhältnisse. Diese Gebilde sitzen teils, wie bei Cyclostomen, in der glatten Haut, teils sitzen sie, wie bei Teleostiern, auf Schuppen. Wie wir bei jenen Formen ohne Schuppen erkennen, dass die Sinnesorgane in Gruppen zusammenliegen, so sehen wir auch, dass, da wo Schuppen bestehen, durchweg eine Gruppe von Sinnesorganen auf einer Schuppe sitzt. Eine solche Gruppenanordnung ist aber nicht durch die topographische Beziehung zu Schuppen bedingt, sondern ist begründet in der Vermehrungsweise der Sinnesorgane. Man findet nämlich sehr häufig Teilungszustände dieser Organe und zwar in verschiedenem Masse, derart, dass bald zwei, bald mehr, bis zu fünf Organen noch unvollkommen gesondert sind. Es liegen dann diese Organe ganz natürlich in einer Gruppe zusammen.

Diese Vorgänge konnte ich bei Fischen ebenso wie bei Amphibien beobachten. Sehr lehrreich war mir ein Exemplar von Triton alpestris, bei welchem am Kopfe solche Zwei- bis Fünf-Teilungen in grosser Zahl bestanden. Bei manchen sah man die Sonderung nur in der Tiefe des Knospenfollikels eingetreten, bei anderen lagen fünf Knospen ganz gesondert von einander, aber dicht beisammen. Diese Stadien waren durch die verschiedensten Zwischenstadien verbunden. Das Tier war im März, also unmittelbar, nachdem es nach dem Winterschlaf das Wasser wieder aufgesucht hatte, abgetötet worden. Man erkennt daraus, dass im Frühjahr eine Vermehrung dieser Organe durch Teilung eintritt. Diese Vermehrungsweise bildet demnach die Grundlage der Gruppenbildung dieser Organe, nicht ihre topographische Beziehung zu Schuppen. Gerade diese Vermehrung durch Teilung eines einheitlichen Organes, welche sowohl embryonal, als auch später beim ausgewachsenen Tiere leicht zu konstatieren ist und zwar sowohl bei Fischen als auch bei Amphibien haben die Haare der Säugetiere mit diesen Sinnesorganen gemein, wir kennen aber auch keine anderen Epidermoidal- oder Integumentalgebilde, welche dies in ähnlicher Weise zeigen.

Von einer Gruppe von Sinnesorganen, welche auf einer Schuppe, z. B. bei Teleostiern (Barbus), sitzen, ist noch als bemerkenswert hervorzuheben, dass dieselbe nicht immer aus gleichartigen Organen besteht, sondern dass sich um einen mächtiger ausgebildeten Endhügel vier oder mehr kleinere Sinnesorgane gruppieren. Dieselben sitzen häufig in einer Querreihe auf einer Schuppe, bald sind sie unregelmässiger verteilt. Auf vielen Schuppen finden sich auch nur gleichartige Sinnesknospen. Die Verschiedenartigkeit im Bau lässt auf qualitative Verschiedenheit der Sinnesfunktion dieser Organe schliessen und hierdurch erhält die Gruppenbildung verschiedener Organe Wert. Dass verschiedene solche Organe durch Teilung aus einer Anlage hervorgehen, zeigt aber wieder, dass die anatomische Grundlage die gleiche ist. Die durch die Differenzierung der Funktion verursachte Verschiedenheit im Bau bedingt somit nicht eine morphologische Ungleichwertigkeit dieser Organe.

Ich muss nun ausdrücklich hervorheben, dass diese Verteilung und Gruppenbildung der Sinnesorgane sich nicht auf die Teleostier beschränkt, sondern ebenso bei Amphibien besteht. Bei Derotremen findet man Gruppen der Organe auf Hautwarzen angeordnet, bei Dactylethra liegen sie in der glatten Haut und bilden quer- und längsangeordnete kleine Reihen. Ein Unterschied der Organe besteht aber zwischen Amphibien und Fischen, insofern bei jenen lediglich Endhügel in der äusseren Haut gefunden werden, nicht mehr so einfach gebaute

Endknospen, wie bei Teleostiern. Die Mannigfaltigkeit der Sinnesempfindung mag dabei verschwunden sein, entsprechend der geringeren Bedeutung, welche das vorübergehende Wasserleben dieser Formen besitzt. Man sieht aber, wie diese Endhügel doch verschieden gross sind, es finden sich neben mächtig grossen sehr kleine Organe, dieselben zeigen aber genau den gleichen Bau, man kann birnförmige Sinneszellen, stäbchenförmige Stützzellen und abgeplattete verhornte Deckzellen unterscheiden.

Die Frage, von welcher speziellen Form der Hautsinnesorgane niederer Wirbeltiere die Säugetierhaare abzuleiten seien, habe ich schon früher beantwortet. Ich erblicke ihre anatomische Grundlage in den Nervenendhügeln der Fische und Amphibien. Solche allein besitzen alle Teile, welche den Bau des daraus hervorgehenden Haares verständlich machen. Wir sehen nun, dass bei Amphibien diese Organe sich auf bestimmte Reihen beschränken, in diesen allerdings vielfach Gruppenstellung zeigen. Bei Knochenfischen sehen wir aber, dass neben solchen Endhügeln Hautsinnesknospen von einfacherem Bau überall verbreitet sind. Auf einer Schuppe sitzen beiderlei Organe neben einander. Es fragt sich nun, ob diese Organe ganz scharf von einander zu trennen sind? Das muss ich verneinen. Ich habe Gründe angeführt, die dafür sprechen, dass Endhügel aus Sinnesknospen hervorgehen können, wenn in letzteren weitere Sonderung der Zellen eintritt. Wir brauchen dann nur anzunehmen, dass bei Stegocephalen oder nahe verwandten ausgestorbenen Amphibienformen in Gruppen angeordnete Nervenendhügel, wie sie bei den heute lebenden Formen spärlicher bestehen, in reicher Verbreitung bestanden, etwa so wie die Hautsinnesknospen und Endhügel bei Teleostier, und wir haben den Ausgangspunkt für die Entwickelung eines Haarkleides der Säugetiere vor uns.

Wurde man durch die eigentümliche Anordnung der Haare bei Säugetieren, einesteils der Reihen von grossen Einzelorganen, andererseits der Gruppenbildungen, der das ganze Haarkleid bildenden Haare auf die Hautsinnesorgane hingewiesen, so findet man auch in der Entwickelung dieser Organe und in ihrem so charakteristischen und im wesentlichen stets gleichartigen Bau nur eine Bestätigung dieser Ableitung der Haare von den Hautsinnesorganen.

Ich habe früher genau dargelegt, wie mit dem Zugrundegehen der spezifischen Sinneszellen und ihres Nerven das Organ einen Funktionswechsel erleidet, sodass eine frühere Nebenfunktion nun Hauptfunktion wird und daraus erklären sich alle Einzelheiten im Bau des Haares und seines Follikels.

Ich bin hier nun ganz absichtlich den umgekehrten Weg gegangen, wie in meinen früheren diese Frage betreffenden Arbeiten, habe die Frage von vornherein von einer ganz anderen Seite angefangen und komme zu dem gleichen

Resultat. Es ist mir unverständlich, wenn man sich gegen diese Auffassung sträubt, da sie sämtliche Eigentümlichkeiten des Haarkleides der Säugetiere lückenlos erklärt: Ich erblicke in den Hautsinnesorganen der niederen Wirbeltiere den Boden, aus welchem sich die Säugetierhaare entwickelt haben. Während die Perlorgane der Knochenfische und Amphibien an Stelle der rückgebildeten Hautsinnesorgane aus Wucherungen der umliegenden Epidermiszellen entstehen, sind die Hautsinnesorgane selbst die Grundlage eines Säugetierhaares und der Bau dieses Organes wird aus dieser Beziehung vollkommen klar und verständlich.

Ich kann hierin meinen früheren, diesen Punkt schon erschöpfenden Ausführungen nichts weiteres hinzufügen. Die Hautsinnesorgane der Amphibien sinken in die Tiefe, bilden einen Knospenfollikel, in dessen Grund das Sinnesorgan liegt. Unter dem letzteren ist bei Cryptobranchus eine wohlausgebildete Lederhautpapille entwickelt. Mit dem Sinnesorgan ist ein kleiner Epidermisbezirk in die Tiefe gesunken und dieser bildet einen kleinen Kegel, dessen Spitze eine kraterförmige Vertiefung trägt, in deren Grunde die Sinnesknospe frei zu Tage tritt.

Die Sinnesknospe besteht aus axial angeordneten, birnförmigen Sinneszellen. Darum sind stäbchenförmige Stützzellen gelagert und an diese schliesst sich gegen die indifferente Epidermis eine Lage abgeplatteter Deckzellen an. Zu dem Organ treten Nerven und zwar durch die Papille zu den axialen Sinneszellen verläuft der spezifische Sinnesnerv. Ferner verlaufen sensible Nerven zu dem Gebilde, welche zum Teil zwischen den Stützzellen und Deckzellen sich ausbreiten, andernteils aber zwischen den Zellen der angrenzenden Epidermis sich verbreiten, ebenso wie in der übrigen indifferenten Haut.

Die Stützzellen haben hier für mich die grösste Bedeutung. Sie sind in der Sinnesknospe Schutzzellen für die Sinneszellen und zwar sind sie dies in verschiedener Weise. Zunächst mechanisch, insofern sie eine bestimmt differenzierte Hülle und Abgrenzung gegen die Epidermis bilden. Ferner können sie an die freie Oberfläche Schleim absondern und hierdurch die freie Oberfläche der zarten Sinneszellen durch Sekret schützen. Das letztere Verhalten ist bei Fischen und Amphibien während des Wasserlebens leicht nachzuweisen. Wenn die Amphibien aufs Land gehen, wie z. B. Tritonen nach der Metamorphose, so erleiden die Stützzellen einen Verhornungsprozess. In den umgebenden Epidermiszellen tritt eine reichliche Pigmentablagerung ein. In solchem Zustande zeigt das Hautsinnesorgan einen Bau, welcher in einfachster Form alle Teile des Säugetierhaares mit seinen Scheiden erkennen lässt. Es ist das spezifische Sinnesorgan naturgemäss als solches mit dem bleibenden Landleben ver-

nichtet, da die Sinneszellen in ihrer Funktion abhängig sind von Wasser als umgebendem Medium. In der Achse des Haares liegt das Mark des Schaftes, welches aus unvollkommen verhornten, eintrocknenden Zellen besteht, die somit einen Zustand von Rückbildung deutlich erkennen lassen. In ihnen erblicke ich die verkümmerten Reste der Sinneszellen. Die darum befindliche Rindenschicht des Haarschaftes ist ableitbar von den verhornten Stützzellen des Sinnesorganes. Das Oberhäutchen des Haarschafts entwickelt sich aus den Deckzellen des Hautsinnesorganes. In dem die Sinnesknospe überragenden Epithelkegel findet man die Haarscheide (innere Wurzelscheide) mit der Henle'schen und Huxley'schen Schicht vorgebildet. Es ist daraus auch völlig verständlich, dass die Haarscheide ein freies oberes Ende besitzt. Die Haarwurzelscheide (äussere Wurzelscheide) ist ebenfalls in dem in die Tiefe gesenkten Bezirk der Epidermis um die Sinnesknospe zu erkennen. Die bindegewebige Hülle, welche naturgemäss um alle von der Epidermis aus sich in die Tiefe entwickelnde Organe differenziert wird, ist bei den Knospenfollikeln in ähnlicher Weise vorhanden, wie um die Haarfollikel.

Speziell zu beachten ist aber, dass bei den Sinnesorganen der Amphibien die Blutgefässe einen Ringsinus um den Knospenfollikel dicht unter der glatten Epidermis bilden, worin man eine anatomische Vorbildung der eigentümlichen Gefässeinrichtungen bei den Sinushaaren (Tasthaaren) der Säugetiere erblicken kann. Was endlich die Papille betrifft, so ist eine solche bei den Hautsinnesorganen ebenso vorhanden, wie bei den Haarfollikeln. Sie hat bei beiden die gleiche Bedeutung, sie birgt eine Blutgefässschlinge mit kompliziertem Kapillarnetz, welches die Ernährung des Organes zu besorgen hat. Bei den Sinnesorganen verläuft der spezifische Sinnesnerv durch die Achse der Papille, um zu den Sinneszellen zu gelangen, beim Haar ist dieser Nerv mit den Sinneszellen rückgebildet und darum ist die Haarpapille nervenlos.

Ich habe schon oben hervorgehoben, wie zu einem Sinnesorgan zweierlei Nerven verlaufen: 1. ein spezifischer Sinnesnerv zu den Sinneszellen und 2. sensible Nerven zu den Stütz- und angrenzenden Epithelzellen. Letztere sind bei den Säugetierhaaren in hohem Masse ausgebildet, die spezifischen Sinnesnerven sind rückgebildet. Das eigentümliche Verhalten der Haarnerven in Zusammenhang mit der Nervenlosigkeit der Haarpapille ist überhaupt nur verständlich, wenn man diese Zustände von dem Verhalten bei Hautsinnesorganen der Amphibien ableitet. Denn auch eine Vergleichung mit Perlorganen der Fische, Amphibien und der Flecken auf den Schuppen der Schlangen, Krokodile und gewisser Lacertilier bringt keine Aufklärung. Bei all diesen Organen finden sich Nerven in den darunter bestehenden Lederhautpapillen. Bei Schlangen und Amphibien

sind häufig Tastkörperchen vorhanden. Da diese noch bestehen, wenn darüber ein Hornkegel auf der Epidermis sich gebildet hat, ist es absolut unverständlich, warum jene Nerven und Tastkörperchen überall bei Haaren in deren Papillen verschwunden sein sollten. In solchen Nerven sind doch nicht die spezifischen Sinnesnerven zu erblicken, sondern es sind dies in bestimmter Weise ausgebildete sensible Nerven. Solche finden sich beim Haar nie in der Papille. Warum? bleibt unerklärlich, wenn solche Papillen der Haarpapille homolog wären. Leitet man dagegen die Haarpapille von der Papille eines Sinnesorganes ab, so wird das Fortfallen des Nerven verständlich, sobald man das Bestehen des Haarschaftmarkes in Berücksichtigung zieht. Denn die Rückbildung der Sinneszellen zugleich mit der Rückbildung der spezifischen Nerven erklären den ganzen Zustand, wie er beim Haare besteht.

Man kann sich aber auch (und darin finde ich eine vergleichend-anatomisch sehr interessante Seite der Ableitung der Säugetierhaare von den Hautsinnesorganen niederer Wirbeltiere) eine Vorstellung darüber bilden, warum die Hautsinnesorgane sich zu Haargebilden verändern und warum sich dann gerade der Bau entwickelt, wie er dem Haare zukommt. Wenn die Amphibien, speziell die Tritonen, aufs Land gehen, so sinken die Hautsinnesorgane in die Tiefe. Am tiefsten liegen die zarten Sinneszellen. Die um dieselben angeordneten Stützzellen überragen sie beträchtlich, verhornen und stellen so den nächsten Schutz für die empfindlichen Sinneszellen dar.

Sie sind aber nicht nur ein mechanischer, sondern auch ein sensibler Schutzapparat, denn sie stehen mit sensiblen Hautnerven in indirekter, vielleicht auch direkter Beziehung. In unmittelbarer Umgebung der spezifischen Hautsinneszellen ist hierdurch eine für die Erhaltung dieses Organs wichtige lokalisierte Steigerung des allgemeinen Hautsinnes durch diese Einrichtung entstanden und hiermit ist die Basis für die Bildung eines Haares geschaffen, hervorgebracht durch das Schutzbedürfnis der Sinneszellen. Bei Tritonen genügt dieser Apparat zur Erhaltung der Hautsinnesorgane, die, sobald die Tiere wieder das Wasser aufsuchen, eine freie Hochlagerung einnehmen, nachdem durch Häutung und Abstossung einzelner verhornter Zellen eine durch das Wasserleben verursachte und für dasselbe erforderliche, zartere Beschaffenheit der Oberhaut hergestellt wurde. Wird nun aber das Landleben ein bleibendes, so genügt der Schutz der umgebenden Zellen nicht mehr zur Erhaltung der Sinneszellen. Dieselben gehen unter dem dauernden Einfluss der Luft zu Grunde. Damit muss auch der spezifische Sinnesnerv dieser Organe eine Rückbildung erleiden. Für den in der Umgebung der Sinneszellen ursprünglich zu deren Schutz bestimmten sensiblen Apparat, dessen Elemente von den Stütz- und angrenzenden Zellen

gebildet werden, welche als Nerven Äste der sensiblen Hautnerven beziehen, besteht die Möglichkeit, dass er ebenfalls sich vollkommen rückbildet. Er kann aber ebenso gut erhalten bleiben und im anderen, allgemeineren Dienst eine besondere Ausbildung erfahren. Da die Stützzellen bereits verhornte Zellen unter dem Einfluss des vorübergehenden Landlebens wurden, so ist ganz naturgemäss die Möglichkeit geboten, dass hier Zellen weiter wuchern und intensiver verhornend ein Organ bilden, welches den Haarschaft in seiner Rindenschicht herstellt. Es bildet sich auf diese Weise ein spezifisches Hautsinnesorgan zurück, es entsteht aber im Anschluss daran ein Organ des allgemeinen Hautsinnes, welches dann noch in Anpassung an die Lebensweise der betreffenden Tiere andere Funktionen mit übernehmen kann. Gedenken wir hier noch einmal der Beziehungen des Haares zu den Perlorganen und der Tastflecken bei den Reptilien und Amphibien, und das Verhältnis dieser Organe zu den Hautsinnesorganen der niederen Wirbeltiere, so ist selbstverständlich, dass ein Perlorgan sich in dem Falle, wo es sich bei einem älteren Individuum (Knochenfisch) in der Weise bildet, dass es nach Degeneration und Ausstossung der Sinneszellen aus den Epidermiszellen der Umgebung sich ausbildet, ein anderes Verhalten zeigt, als in einem Falle wie bei Reptilien und Amphibien, wo es von vornherein als Tastfleck entsteht. Wenn ein Hautsinnesorgan ausgestossen wird, so werden seine Zellen entfernt und der spezifische Nervenfaden, der zu dem Organ trat, degeneriert.

In der Anlage eines Tastfleckes bei einem jungen Reptil aber müssen alle Epithelzellen eines Hautsinnesorganes noch enthalten sein, in der Tiefe des Epithelbezirks, welcher sich zu dem Hornhöcker differenziert. Diese Zellen bleiben bei Reptilien zuweilen in der Epidermis liegen (Hatteria), bei anderen lösen sie sich von der Epidermis ab und liegen als Tastkörperchen in dem Korium (Schlangen, Krokodilier). Die Nervenfasern, welche zu diesen Zellkomplexen treten, halte ich aber nicht für homolog den spezifischen Sinnesnerven der Hautsinnesorgane, sondern das sind sensible Hautnerven. Die Zellen, welche die Tastkörperchen zusammensetzen, leite ich auch nicht von den spezifischen Sinneszellen ab, als vielmehr von den Stützzellen des Hautsinnesorgans, zu welchen sensible Nervenfasern verlaufen, die bei den Reptilien ebenfalls mächtig ausgebildet sind. Dazwischen können die, den Sinneszellen homologen Elemente enthalten sein, sie sind aber als solche rudimentär, da auch der spezifische Sinnesnerv fehlt. Bei Haaren nun fehlen die spezifischen Sinnesnerven ebenfalls, die Sinneszellen sind als solche rudimentär und im Haarmark enthalten. Die Stützzellen bilden den Haarschaft. Die sensiblen Nerven bleiben im Epithel der Wurzelscheide. Tastkörperchen mit ihren Nerven können demnach in der

Haarpapille nicht vorhanden sein, da die sie bildenden Zellen hier eine ganz andere Verwendung finden. So erklären sich alle diese Verhältnisse und ich finde in dem Allen eine bis ins Einzelne gehende Bestätigung meiner Auffassung aller dieser Epidermisorgane.

Die Leistungen der Haare sind sehr vielseitige. Diese sind erst möglich, wenn die Organe, sich über den ganzen Körper verbreitend, ein vollständiges Haarkleid bilden Ich habe schon früher ausgeführt, wie eine solche Verbreitung sich ausbilden könne, nahm aber damals die heute lebenden Amphibien als Grundlage an. Jetzt, nachdem sich meine Untersuchungen auf weitere Gruppen der Wirbeltiere erstrecken, ist diese Frage etwas anders zu erledigen. Dies betrifft zunächst die Anordnung der Tasthaare am Kopf der Säugetiere.

Die Organe der Kopfkanäle der Fische und der frei gelagerten Kopflinienorgane bei Amphibien erhalten bekanntlich ihre spezifischen Sinnesnerven von Hautästen des Facialis. Ausserdem sendet aber der Trigeminus sensible Zweige zu den angrenzenden Zellen. Wenn nun mit der Rückbildung jener Hautäste des Facialis und der spezifischen Sinneszellen der spezifische Sinnesapparat schwindet, so wird durch die Beziehung jener Organe zu sensiblen Hautnerven doch ihre Anordnung den letzteren Hautnervenbahnen folgend, erhalten bleiben. So wird hierdurch die Anordnung der Tasthaare am Kopf der Säugetiere aus der Anordnung der Hautsinnesorgane bei wasserlebenden Wirbeltieren verständlich, während sie sonst unerklärt bleibt und in unbekannter Weise als erworben von Säugetieren aufzufassen wäre.

Für die übrigen Körperhaare hatte ich früher die Ansicht, dass dieselben von den drei Seitenlinien der Amphibien ableitbar wären und dass mit der Rückbildung des spezifischen Sinnesnerven (da die sensiblen Nerven für die die Sinneszellen umgebenden Elemente von den segmentalen Spinalnerven ausgehen), die auf dem Boden der Sinnesorgane sich entwickelnden Haare auch vom Verlauf des spezifischen Sinnesnerven unabhängig würden. Sie können sich entsprechend dem viel weiteren und allgemeinen Verbreitungsgebiete der segmentalen sensiblen Nerven auch allenthalben verbreiten.

Jetzt liegt die Beurteilung dieser Frage wesentlich anders. Bei Teleostiern sind die Hautsinnesorgane so sehr über den Körper verbreitet, dass die Thatsache ausgeschlossen ist, sie würden alle vom Ram. lat. vagi oder Trigeminus versorgt. Vielmehr müssen sehr viele von ihnen Äste von den segmentalen Spinalnerven erhalten, sodass man in Bezug auf die Innervation zwei Gruppen dieser Organe am Körper unterscheiden kann: 1. solche, die von den Seitenästen des Trigeminus und Vagus und 2. solche, die von den segmentalen Spinal-

nerven versorgt werden. In Bezug auf ihre Anordnung ist die Abhängigkeit von den Rami laterales des Trigeminus und Vagus bedeutsam für die Längsreihenbildung dieser Organe, während ihre Abhängigkeit von den segmentalen Spinalnerven eine Bedeutung für quere, gürtelförmige Reihen besitzen. Dazu kommt aber als weiterer Einfluss die Beziehung zu Schuppen, die zweifelsohne besteht. Dieselbe kommt nicht allein in der Gruppenanordnung der Haare zum Ausdruck, sondern möglicherweise sind auch wieder Reihenbildungen darauf zu beziehen. Wie sehr diese Verhältnisse kompliziert sind, geht daraus hervor, dass ebenso wie Reihenbildungen, sowohl durch Beziehungen zu Nerven, als auch zu Schuppen entstehen können, dass ebenso Gruppenbildungen von Sinnesorganen ohne Beziehung zu Schuppen ableitbar sind, als auch von der Anordnung mehrerer Organe auf je einer Schuppe abgeleitet werden können. Bei dieser Sachlage wird es sich darum handeln, die einzelnen Faktoren zu prüfen und auf Grund dieser Prüfung zu entscheiden, welchem dieser Faktoren ein grösseres Gewicht beizulegen ist.

Es sind selbstverständlich wieder nicht die heute lebenden Amphibien, welche hier den Ausgangspunkt bieten dürfen, aber noch viel weniger dürfen wir die Knochenfische als Grundlage nehmen. Ich habe oben darauf hingewiesen, dass bei letzteren die Hautsinnesorgane viel reichlicher über den ganzen Körper verbreitet sind, als meistens berücksichtigt wird, obgleich es von vielen Autoren, besonders von M e r k e l, hinreichend hervorgehoben wurde. Wir wissen aber auch, dass bei Amphibien die Verteilung dieser Organe auf dem Körper sich verschieden verhält. Bei Salamanderlarven und Tritonen sind sie auf die bekannten drei Seitenlinien beschränkt. Bei anderen Formen aber, u. a. bei Cryptobranchus, sind sie viel reichlicher vorhanden, wie das vielfach geschildert wurde.

M a l b r a n c z. B. schildert diesen Befund als entstanden durch Auflösung der einfachen Längsreihen. Bei Dactylethra, Menobranchus und Pleurodeles bestanden regelmässige Reihen von Organgruppen, bei Cryptobranchus stehen die Organe bald einzeln, bald in Gruppen angeordnet. Ferner ist zu erwähnen, dass bei den meisten Anuren, ebenso wie bei Salamandra, diese Organe zwar bei Larven wohl entwickelt sind, nach der Metamorphose aber eine völlige Rückbildung erleiden. Überblickt man diese Befunde bei Amphibien, so kommt man zu dem Schlusse, dass hier die Hautsinnesorgane in Rückbildung begriffen sind, sie sind gleichsam nur ein Rest einer verbreiteteren Einrichtung. Bei Derotremen sind sie noch am reichlichsten entwickelt.

Eine andere Überlegung ist hier weiter von Bedeutung. Die Schuppenlosigkeit der heute lebenden Amphibien ist nicht der dieser Gruppe von vorn-

herein zukommende Zustand. Das beweisen die bekannt gewordenen fossilen Formen. Die Stegocephalen besitzen ein über den ganzen Körper verbreitetes Schuppenkleid. Während letzteres bei den heute lebenden Amphibien völlig verschwunden ist, haben sich die Hautsinnesorgane noch in Resten erhalten.

Wir können demnach unter Berücksichtigung dieser Thatsachen die begründete Voraussetzung machen, dass in paläozoischen Zeitaltern eine Wirbeltiergruppe bestand, welche den heutigen Amphibien nahe stehend, ein wohlentwickeltes Schuppenkleid und zugleich über den ganzen Körper weitverbreitete Hautsinnesorgane besassen. Die letzteren besassen, da diese Tierformen wohl zeitweilig oder auch stets ein Landleben führten, einen Bau, welcher nicht den Zuständen bei Knochenfischen, sondern denjenigen bei heutigen Amphibien verglichen werden muss. Wenn wir diese begründete Voraussetzung festhalten, so besitzen die Einzelorgane einen Bau, welcher die morphologische Grundlage eines Säugetierhaares darstellt. Aber nicht nur der Bau des Einzelhaares wird daraus verständlich, sondern auch die Anordnung der Haare auf dem Körper, welche noch die Wirkung verschiedenartiger Einflüsse zeigt. Die Hautsinnesorgane am Kopf zeigen zum Teil eine Reihenanordnung, welche vom Verlauf der Hautäste des Nerv Facialis abhängt. Diese werden bei den Tasthaaren der Säugetiere vom Trigeminus übernommen. Hier ist der Einfluss des Nerven auf die Anordnung der Haare evident. Dass bei der Anordnung des Haarkleides im übrigen Schuppen eine Rolle spielen, ist ohne weiteres zuzugeben. Es beweisen dies die Beziehungen der Haargruppen zu Schuppenbildungen am Schwanz vieler Säugetiere, wie dies von Max Weber ausführlich dargelegt wurde. Die verschiedene Form der Gruppenbildung der Säugetierhaare wurde von de Meijere genau untersucht und es zeigt sich daraus ebenfalls eine Gesetzmässigkeit der Anordnung der Haare, die wohl auf Schuppen bezogen werden können, aber nur in topographischem Sinne, d. h. es sitzen stets eine Gruppe von Haaren auf einer Schuppe; eine Schuppe selbst aber bietet nicht etwa die anatomische Grundlage für ein Haar.

Wir dürfen andererseits nicht vergessen, dass Gruppenstellungen von Hautsinnesorganen am Kopf auch ohne Schuppen vorkommen. Bei Idus habe ich dies abgebildet. Auch ist es fraglich, ob die Längsreihen, welche die ersten Haaranlagen am Körper vielfach bei Säugetieren bilden, von Schuppenreihen und nicht vielmehr von Sinnesorganreihen ableitbar sind.

Ich stehe nicht an, hier die verschiedensten Faktoren in Anspruch zu nehmen: es greift eins ins andere. Nur muss ich allen diesen Verhältnissen, wie ich früher schon oft betonte, eine sekundäre Rolle zuweisen im Vergleich zu der Grundfrage der Herkunft des Haares als Einzelorgan, das ich auch nach

meinem neueren Beobachten immer nur von den Hautsinnesorganen der niederen Wirbeltiere ableiten kann.

Wie stellen sich nun zu diesen Fragen die Hautdrüsen der Wirbeltiere? Gerade in dem Verhalten der Drüsen liegt wieder eine Bestätigung der Anschauung, dass die Ableitung der Säugetiere von Amphibien in obigem Sinne, nicht von Sauropsiden, die richtige sei. Bei Amphibien finden wir Drüsen der Haut in reicher Verbreitung und zwar sind sie in Bezug auf die Natur des Sekrets sehr verschieden, es hängt dies ab von der speziellen Differenzierung der Drüsenzellen im einzelnen Falle.

Diese physiologische Verschiedenheit ist aber eine spät hervortretende. In Bezug auf den allgemeinen Bau sind diese Organe alle gleich. Es handelt sich in allen Fällen um einfach alveoläre Drüsen, deren Lumen an die freie Hautoberfläche ausmündet. Das Lumen wird begrenzt von den epidermoidalen Drüsenzellen, welche bald kleine glashelle, bald grosse oder riesengrosse, körniges Sekret enthaltende Elemente darstellen. Je nach der Grösse der Drüsenzellen ist die Weite des Lumens sehr verschieden. Die mächtig grossen Zellen der Giftdrüsen bei Salamandern füllen das Lumen oft ganz aus.

Stets findet sich um die Drüsenzellen eine einfache Lage längsverlaufender oder leicht schräg, spiralig angeordneter glatter Muskelzellen, welche an der Ausmündungsstelle der Drüse bis in die Epidermis hineinreichen und als Differenzierungsprodukte von der Epidermis direkt ableitbar sind. Ausserhalb dieser Muskelzellen findet sich erst die Basalmembran der Epidermis, wo eine solche entwickelt ist, sowie die von der Lederhaut gelieferte Bindegewebskapsel der Drüse. Wir müssen demnach als integrierenden Bestandteil der Amphibienhautdrüsen, in unmittelbarem Anschluss an die Drüsenzellen, aus der Epidermis gebildete glatte Muskelzellen bezeichnen.

Die physiologisch eine grosse Bedeutung besitzende Thatsache der verschiedenen Natur des Sekrets und darum auch verschiedenen Differenzierung der Drüsenzellen hat für die allgemein morphologische Frage, um welche es sich hier handelt, keine Bedeutung.

Wo finden wir bei höheren Wirbeltieren mit den Amphibienhautdrüsen morphologisch vergleichbare Organe? Ganz ausschliesslich bei Säugetieren und zwar hier wieder ganz ausschliesslich in den Schweissdrüsen.

Bei Sauropsiden fehlen Hautdrüsen gänzlich. Wir kennen nur zwei Organe, die hier in Frage kommen könnten: 1. die Schenkelorgane der Eidechsen und 2. die Bürzeldrüsen der Vögel. Bei Reptilien fanden wir in der Tiefe der Schuppenfalten und an der Unterfläche der Schuppen Neigung zur Vermehrung der Zellen der intermediären Schicht. Diese Zellen sind erfüllt mit feinen

hellglänzenden Körnchen und bilden Ballen inmitten der Epidermis. Bei der Häutung werden diese Zellen mit abgestossen. Es kommt hierdurch zur Exkretion von talgartigen Stoffen, ohne dass wirkliche Drüsen als Organe beständen. Der Vorgang ist nur eine unregelmässige, vermehrte Wucherung der intermediären Epidermiszellen. Diese Verhältnisse sind also überhaupt morphologisch nicht auf Organe bei niederen Wirbeltieren zu beziehen, obgleich ihnen physiologisch eine exkretorische Bedeutung nicht abzusprechen ist. Wenn wir von Organen sprechen wollen, so kommen also hier die Schenkelorgane der Eidechsen zuerst in Betracht. Dieselben finden sich bei Lacerta und Gecko gleichartig.

Was ihren Bau betrifft, so zeigen sie ein Verhalten ganz einziger Art. Es sind cylindrische, in die Lederhaut schräg eingesenkte, auf einer Schuppe aufsitzende epitheliale Organe, deren unteres mit vielen gelappten Ausstülpungen versehenes Ende in einen weiten Lymphraum hineinragt. Von letzterem ist dieser Follikel nur durch eine zarte Bindegewebslage getrennt, auf welcher, gegen den Lymphraum zu, ein zartes einschichtiges Plattenepithel (Endothel) aufsitzt. Muskelzellen fehlen als Belag des Follikels vollständig. Der Follikel mit seinen lappigen Ausbuchtungen ist erfüllt mit einer äussersten Lage rundlicher Zellen, an die sich grössere, körnchenhaltige Zellen anschliessen. In dem einheitlichen Cylinder, welcher den Inhalt des Follikels weiterhin bildet, treten charakteristische Schichtungen derart auf, dass Lagen von grossen, körnchenhaltigen Zellen mit Lagen kleiner, abgeplatteter Zellen mehr oder weniger regelmässig abwechseln. Gegen die freie Oberfläche zu formiert diese Zellenmasse einen freien langen Zapfen, welcher aus gänzlich verhornten Zellen besteht. Dabei bleiben die aus den körnchenhaltigen Zellen durch völlige Verhornung hervorgegangenen Elemente eiförmig, die dazwischen liegenden platten Zellen sind zarte Schüppchen. In dieser Form ragt der Hornzapfen konisch stumpf etwas über die freie Hautoberfläche hervor. Nach diesem Bau und dem eigentümlichen Verhalten der Zellen können wir in diesem Organ kein von Hautdrüsen der Amphibien ableitbares Gebilde erkennen. Wenn auch in den tiefsten Zellen, welche Körnchen enthalten, anatomisch die Andeutung einer Exkretbildung gegeben ist, so wird doch einerseits durch den Übergang dieser Zellen in völlige Verhornung und andererseits durch das Fehlen der glatten Muskelzellen, welch letzterem Momente ich die grösste Bedeutung beimesse, eine vollkommene Kluft gegenüber Hautdrüsen geboten. Eine Beziehung dieser eigentümlichen Organe auf Hautsinnesorgane findet in ihrem Bau ebenfalls keinen thatsächlichen Anhalt und ebenso ist eine Ableitung von Perlorganen nicht begründbar. Ich kann nach alledem diesen so beschränkt vorkommenden Gebilden nur eine gleiche Stellung einräumen, wie den Schleimsäcken der

Myxinoiden, selbstverständlich ohne sie mit diesen morphologisch vergleichen zu wollen. Wir haben in beiden Organe vor uns, deren Bau uns nicht mit genügender Sicherheit erkennen lässt, von welchen Hautorganen sie ableitbar sind. Hier hiesse es wirklich den Thatsachen Zwang anzuthun, wenn ich nach den mir zu Gebote stehenden Beobachtungen etwas Positives über die morphologische Bedeutung dieser Organe aussagen wollte. Darum vermag ich die Schenkelorgane der Eidechsen aber auch nicht in eine genetische Beziehung zu den Säugetierhaaren zu bringen, denn für diese liegen eine grosse Anzahl von Thatsachen vor, welche ihre Ableitung von Hautsinnesorganen ausser Frage stellen.

Die Bürzeldrüse der Vögel, welche hier noch zu erwähnen wäre, ist nicht auf Epidermoidalorgane anderer Wirbeltiere beziehbar. Sie bildet sich ganz speziell bei Vögeln aus und ist abhängig und begründet durch die Verkürzung der Schwanzregion der Vögel. Mit der Verkümmerung der Schwanzwirbelsäule kommt es zu Einziehungen, Einfaltungen der Haut an der Dorsalfläche des Schwanzes und in der Tiefe dieser Falten entwickeln sich reichlich körnchenhaltige Zellen, wie es in den Schuppentaschen der Reptilien überall sich findet. Wenn solche Zellen in den Falten eine Bedeutung erhalten, wie hier, um das Gefieder fett zu erhalten, so kann ihre Ausbildung stärker werden. Es bestehen gerade am Schwanze der Vögel Verhältnisse, welche bei keiner anderen Wirbeltiergruppe sich finden und hierdurch ist die Ausbildung der Bürzeldrüsen vollkommen verständlich, ohne dass man sie mit anderen Hautorganen in genetische Beziehung zu bringen braucht.

Mit den Hautdrüsen der Amphibien stehen sie auf keinen Fall in genetischer Beziehung, denn sie entbehren des Belags platter Muskelzellen.

Sehen wir auf diese Weise die Haut der Sauropsiden drüsenlos, wenigstens soweit es sich um verbreitete Hautdrüsen, wie bei Amphibien handelt, so zeigt sich in der Haut der Säugetiere ein enormer Drüsenreichtum. Gerade hierdurch aber schliessen sich diese Formen in Beziehung auf das Integument viel näher an amphibienartige Organismen, als an Reptilien an.

Bei Säugetieren sind in der Haut zwei bekannte Drüsenformen vollkommen scharf von einander zu trennen: 1. die tubulösen Schweissdrüsen und 2. die alveolären Talgdrüsen.

Die ersteren haben eine sehr grosse Bedeutung, insofern sie allein von den Hautdrüsen der Amphibien abgeleitet werden können. Es sind einfache Drüsenschläuche, deren Sekret ein ungemein verschiedenes ist. Damit hängt die grosse Verschiedenheit im Bau der Drüsenzellen und in der Weite des Lumen zusammen. Stets aber findet sich der Aussenfläche der Drüsenzellen

dicht angelagert eine regelmässige Schicht glatter Muskelzellen, längs oder spiralig verlaufend. Diese glatten Muskelzellen liegen stets innerhalb der epidermoidalen Basalmembran, sodass sie ebenso dem Epithel zugehören, wie die durchaus gleich angeordneten Zellen der Amphibienhautdrüsen. Dass diese Drüsen bei Säugetieren eine lange schlauchförmige Gestalt besitzen, kann daran nichts ändern. Wir finden beim gleichen Tiere, dass solche Drüsen, die ein dickes Sekret liefern, ein sehr weites Lumen haben und nur sehr wenig lang, darum auch kaum gewunden sind. In solchem Befunde kann man einen Zwischenzustand, zwischen den Drüsenalveolen der Amphibien und den infolge des grösseren Längenwachstums reichlich aufgewundenen Schweissdrüsen des Menschen erblicken. Wie wenig wir mit der durch die verschiedene Natur des Sekrets zu Tage tretende physiologischen Verschiedenheit dieser Säugetierhautdrüsen anfangen können zur Beurteilung ihrer phylogenetischen Ableitung, beweist auch hier wieder die Mannigfaltigkeit ihrer Sekrete. Werden doch die Schweissdrüsen bei Monotremen zur Bildung von Milchdrüsen herangezogen, während die Talgdrüsen erst später bei den höheren Formen diese Funktion den Schweissdrüsen abnehmen (Gegenbaur).

Die Talgdrüsen sind ihrem Baue gemäss nicht von den Hautdrüsen der Amphibien ableitbar, denn sie entbehren des hierzu unerlässlichen Belags von glatten Muskelzellen.

Man hat die Talgdrüsen vielmehr ganz anders zu beurteilen. Sie bilden sich bei Säugetieren speziell erst aus und zwar lediglich als Hülfsorgane für die Haare. Diese Auffassung erleidet auch keine Widerlegung durch das Vorhandensein von Talgdrüsen bereits bei Monotremen. Denn auch bei diesen entbehren sie schon des glatten Muskelzellenbelags. Bei Manis konnte ich Talgdrüsen übrigens nicht nachweisen. Bekanntlich nehmen auch Schweissdrüsen bei vielen Säugetieren ihre Entwickelung von den Haarfollikelanlagen aus. Wir sahen aber auch, wie die Hautdrüsen der Amphibien sehr häufig einer Hautsinnesknospe angeschlossen sind. Ich habe dies auch abgebildet und früher als einen Hinweis darauf betrachtet, wie der Talgdrüsenapparat von solchen Verhältnissen ableitbar sei. Ich bin jetzt anderer Ansicht in dieser Frage geworden. Die topographische Beziehung zwischen Haar- und Schweissdrüsen-Anlagen, wie es bei vielen Säugetieren zu erkennen ist, betrachte ich noch als einen Rest der früheren Beziehungen zwischen Hautsinnesorganen und Hautdrüsen der Amphibien. Die Talgdrüsen der Säugetiere aber haben damit nichts zu thun. Die Tieflagerung des Haarbalges in der Lederhaut hat sich nach meinen obigen Darlegungen in verschiedenen Etappen vollzogen. Bei der letzten Etappe trat eine Differenzierung der mit in die Tiefe gesenkten Epidermis auf in der Art,

dass die Zellen des Stratum intermedium, welche in Vorbereitung zur Verhornung mit fettigen Körnern erfüllt sind, sich beträchtlich vermehren. Dieser Vorgang spielt sich nicht gleichmässig in der ganzen Circumferenz des Haarbalges ab, sondern nur an bestimmten Punkten und die Vermehrung der Zellen führt zu lokalen Verdickungen des betreffenden Epidermisbezirkes. So entstehen die Talgdrüsen und ihr Bau entspricht auch dieser Bildungsweise. Suchen wir nach einer anatomischen Grundlage dieser Organe, so haben wir bei allen niederen Wirbeltieren, deren Haut mit Schuppen bekleidet ist, gesehen, wie in der Tiefe der Schuppentaschen Vermehrungen der Zellen der intermediären und oberflächlichen Schichten eintritt. Bei Fischen bildeten sich Schleimzellen aus, bei Reptilien die körnchenhaltigen Zellen. Dies weist darauf hin, dass an solchen durch Tieflagerung geschützten Stellen die Epidermiszellen Exkrete bestimmter Art bilden, welche eine Zeit liegen bleiben, ehe sie abgestossen werden. Die chemische Beschaffenheit des Exkretes hängt insofern von der Natur des äusseren Mediums ab, als Schleim nur von wasserlebenden Tieren gebildet wird, bei luftleben Formen werden u. a. auch fettige Stoffe gebildet. Bei der Abgabe des Exkretes wird die ganze Zelle abgeworfen.

Solche Bildungen sind anatomisch grundverschieden von den wirklichen Hautdrüsenorganen, wie sie bei Amphibien bestehen und wie sie in den tubulösen Hautdrüsen der Säugetiere geboten sind, wenn sie auch physiologisch gleiche Aufgaben haben, die Exkretion gewisser Stoffe aus dem Körper. Ich habe ausgeführt, dass ich in den zum Teil einzelnen, zum Teil in Gruppen zusammengeballten Zellen der intermediären Epidermisschicht, wie sie in der Tiefe der Schuppentaschen bei Fischen und Reptilien bestehen, eine Vorbereitung für die Bildung der Talgdrüsen erblicke. Es schliesst sich naturgemäss die Frage daran, ob demnach die Haartasche, d. i. der Raum um den Haarschaft im Haarfollikel, in welchen die Talgdrüsen einmünden und zwar von der Einmündung der letzteren an bis zur freien Hautoberfläche, ich sage, ob diese Haartasche nicht homolog ist der Schuppentasche niederer Wirbeltiere. Dann wäre auch das Haar homolog einer Schuppe niederer Wirbeltiere. Diese Annahme ist aber schon hinreichend widerlegt durch den Nachweis, dass eine Gruppe von Haaren immer einem einzigen Schuppenbezirk entspricht, da wo die Haare überhaupt Gruppenstellung zeigen. Wir müssen die Ausbildung der Talgdrüsen von einem viel weiteren Gesichtspunkte aus beurteilen. Überall, wo durch Einsenkungen der Epidermis, aus welchem Grunde immer, ihre Zellen eine geschützte Lage erhalten und damit ihre Bedeutung als äussere direkte Schutzhülle für den Organismus zurücktritt, besteht die Fähigkeit dieser Zellen zu Exkretbildung. In einer solchen Lage befinden sich die Zellen des Haarfollikels, soweit sie nicht zum

Aufbau des Haarschaftes selbst verwandt werden, d. h. in den höheren, der freien Oberfläche der Haut näher gelegenen Bezirken des Haarfollikels. Die hier mögliche Exkretbildung wird mächtiger ausgebildet, wenn sie für das Haar eine funktionelle Bedeutung gewinnt, was ja bei den Talgdrüsen in hohem Masse der Fall ist. Es könnte auffallend erscheinen, dass man dann bei den Federbildungen etwas Ähnliches vermisst, indessen erblicke ich darin wieder gerade eine sehr tiefe Kluft zwischen Feder- und Haargebilden. In der Federwurzelscheide haben sich vielleicht einmal ebenso wie in den Schuppentaschen der Reptilien Anhäufungen von Körnchenzellen gefunden. Man hat ja bekanntlich in einigen Fällen Talgdrüsen am Federbalg nachgewiesen; diese sind aber völlig verschwunden, da sie bedeutungslos wurden, unter dem Einfluss der Ausbildung der Bürzeldrüsen. Letztere übernehmen dann im weitesten Sinne die Leistungen der Talgdrüsen.

In den vorstehenden Darlegungen habe ich mich bemüht, die Beziehungen zu suchen, welche zwischen den verschiedenen Epidermoidal- und Integumentalorganen der Wirbeltiere bestehen. Solche Erörterungen sind nur berechtigt, wenn man einen genetischen Zusammenhang der Hautorgane voraussetzt. Von dieser Auffassung ging ich denn auch aus. Diese Gebilde sind nicht bei den verschiedenen Wirbeltiergruppen selbständig neu erworben, sondern die bei niederen Formen bestehenden Einrichtungen sind der Boden, auf dem die Zustände der höheren Formen sich bilden. Die Organe unterliegen dabei, wie das gesamte Integument sich den Veränderungen des äusseren Mediums anpasst, vielfach einem Funktionswechsel und dadurch wird ihr Bau verständlich. Die Hautsinnesorgane der wasserlebenden Tiere spielen bei allem diesem die bedeutsamste Rolle. Sie veröden beim Übergang zum Landleben, die für sie gebildeten Schutzapparate aber bilden die Grundlage für mannigfache Organe, die sich nach verschiedenen Richtungen entfalten. So sahen wir Perlorgane und Tastflecken nach der einen Seite, die Haarbildungen der Säugetiere nach einer anderen Seite daraus hervorgehen. Die Schuppenbildungen bilden die Grundlage für eine zweite Gruppe von Hautorganen, die in den Federbildungen der Vögel ihre höchste Entfaltung finden.

Tafelerklärung.

Tafel I.

Fig. 1: Senkrechter Schnitt durch die Epidermis von Bdellostoma. Rückenhaut. β: grosse Schleimzelle; δ) Körnchenzelle; α und γ: Entwickelungsstadien der grossen Schleimzellen; c: Kutikula.

Fig. 2: Senkrechter Schnitt durch die Epidermis von Myxine australis (Haut von der seitlichen Bauchwand der Körpermitte). a, b, c, d, e, Entwickelung der grossen Schleimzellen, bei f: Entleerung und Abstossung einer solchen Zelle; g: Körnchenzelle; o: Kutikula mit ihren 2 Bestandteilen: dem tiefen senkrecht gestrichelten Teil und dem oberflächlichen homogenen Saum.

Fig. 3: Senkrechter Schnitt durch die Epidermis des Rückens von Petromyzon fluviatilis. K: Kolbenzelle; S: Körnchenzelle; c. Kutikularsaum.

Fig. 4: Senkrechter Schnitt durch die Epidermis von Petromyzon fluviatilis. (Haut von der seitlichen Bauchwand der Körpermitte). Bezeichnungen wie Fig. 3.

Fig. 5: Senkrechter Schnitt durch die Epidermis des Rückens von Ammocötes. Körperlänge 10 cm. 1—6: Entwickelung der Kolbenzellen mit Spiralfaden; K: Körnchenzellen; c: Kutikularsaum.

Fig. 6: Senkrechter Schnitt durch die Epidermis vom Schwanzsaum eines Petromyzon fluviatilis. Zwischen den Schleimzellen der oberflächlichen Lagen eine Insel von plasmatischen Zellen.

Fig. 7: Senkrechter Schnitt durch die basalen Lagen der Epidermis und die oberflächlichen Lagen des Korium von Bdellostoma, zur Demonstration einer Lederhautpapille. Bei x ist die Basalmembran durchbrochen: hier liegt eine grosse in ihrer Bedeutung zweifelhafte Zelle.

Fig. 8: Senkrechter Schnitt durch die tiefen Lagen der Epidermis von Bdellostoma (Lymphatische Zelle im Epithel).

Fig. 9: Ein gleicher Schnitt wie Fig. 8: die Basalmembran ist unterbrochen, hierdurch direktere Beziehung zwischen Epidermis und Korium. v: Blutgefäss.

Fig. 10: Senkrechter Schnitt durch die Epidermis an dem ventralen freien Rande des Schwanzsaumes von Petromyzon fluviatilis. Es fehlt eine schleimige Umwandlung des Zellkörpers in den oberflächlichen Epidermislagen, dagegen bildet sich ein Hornmantel an der Oberfläche jeder Zelle aus.

Tafel II.

Fig. 1: Senkrechter Schnitt durch ein Hautsinnesorgan aus der Nackengegend von Petromyzon Planeri. Das Organ ist einer linearen Gruppe von 5 gleichgebauten Organen entnommen. c: straffes Korium; s: gallertiges Polster unter dem epidermoidalen Organ, unter der straffen Lederhaut angeordnet; e: Kutisepithel.

Fig. 2: Das gleiche Organ wie Fig. 1 bei starker Vergrösserung. b: birnförmige; s: fadenförmige Zellen.

Fig. 3: Senkrechter Schnitt durch die Epidermis der Seitenwand des Schwanzes von Petromyzon fluviatilis. Dem gleichen Objekt entnommen wie Taf. I, Fig. 10. Zur Demonstration der Schleimbildung in den Zellen der oberflächlichen Epidermislagen. a—e: verschiedene Stadien dieses Vorganges.

Fig. 4: Senkrechter Längsschnitt durch eine Körperschuppe von Barbus fluviatilis. Zur Demonstration der verschiedenen Ausbildung der Epidermis an den 3 Abschnitten der Schuppenoberfläche. y: von der davorgelegenen Schuppe bedeckter Teil der oberen Schuppenfläche; x: freie Oberfläche der Schuppe mit S: Hautsinnesorgan; z: Unterfläche der Schuppe.

Fig. 5: Das Gleiche wie Fig. 4, von Cyprinus carpio. x: siehe Fig. 9; y: s. Fig. 10; auf der Oberfläche der durch Konturen angedeuteten Hartschuppe sitzen Zähnchen, welche die Epidermis nicht beeinflussen.

Fig. 6: Das Gleiche wie Fig. 4, von Salmo fario. b: gleichartige Schleimzellen, Kolbenzellen nicht entwickelt.

Fig. 7: Senkrechter Schnitt durch die oberflächlichen verhornten Zellenlagen eines Hornzahnes aus der Mundhöhle von Petromyzon fluviatilis. Die Hornsubstanz tritt an der Peripherie der Zelle auf.

Fig. 8: Senkrechter Schnitt durch die Epidermis auf der freien Oberfläche einer Körperschuppe von Perca fluviatilis: sehr spärliche kleine Schleimzellen, keine Kolbenzellen, keine lymphatischen Elemente.

Fig. 9: Senkrechter Schnitt durch die Epidermis von Cyprinus carpio, dem Punkte x der Fig. 5 entnommen. Vom Rande der davorgelegenen Schuppe bedeckter Teil der Schuppenoberfläche. b: Schleimzellen verschiedener Grösse. Zellen der mittleren Lagen durch den aufliegenden Schuppenrand schräg gedrückt. Lymphzellen in der Tiefe reichlich, oberflächlich spärlich.

Fig. 10: Schnitt vom gleichen Objekt wie Fig. 9, entstammt der Stelle y der Fig. 5. K: Kolbenzellen; b: Schleimzellen. Bei x wird eine Kolbenzelle abgestossen.

Fig. 11: Epidermis von Barbus fluviatilis: senkrechter Schnitt durch die freie Oberfläche einer Schuppe, entstammt dem Punkt x der Fig. 4. K: Kolbenzellen; b: Schleimzellen; reichliche lymphatische Zellen in einem intraepidermoidalen intercellulären Kanalsystem.

Fig. 12: 3 basale Epidermiszellen von Salmo fario. Die mittelste Zelle wird zur Schleimzelle, erhebt sich aus dem Verband der basalen Zellen.

Fig. 13: Epidermis von Barbus fluviatilis: senkrechter Schnitt durch den von der davorgelegenen Schuppe bedeckten Teil der oberen Schuppenfläche, entstammt dem Punkte y der Fig. 4. b: Schleimzellen. Kolbenzellen fehlen. Reichlich lymphatische Zellen.

Fig. 14: Gleiches Objekt wie Fig. 13. Unterfläche der Schuppe, entsprechend Z der Fig. 4. b: Schleimzelle.

Tafel III.

Fig. 1: Anguilla vulgaris, senkrechter Schnitt durch die Epidermis. K: Kolbenzellen: a: im peripheren Teil des Zellkörpers gebildeter homogener Schleim; b: unter Beteiligung des Kerns gebildeter centraler körniger Schleim der Kolbenzellen; α, β, γ: Entwickelung der Kolbenzellen; K_1: Ausstossung einer Kolbenzelle; s: Schleimzelle; s_1: eröffnete Schleimzelle. Über der basalen Epidermislage ein lymphatischer Plexus.

Fig. 2: Seitenansicht des Kopfes von Barbus fluviatilis, zur Demonstration der Anordnung und Verbreitung der Hautsinnesorgane. K_1: Kopfkanalöffnungen der Supraorbitalreihe: K_2: der Infraorbitalreihe; K_3: der Mandibularreihe; S: Seitenkanalöffnungen; N: Reihe oberflächlich angeordneter grosser Endhügel. Die übrigen Punkte sind, Endhügel und Sinnesknospen allenthalben dicht angeordnet, auch auf die Vorderflosse ausgedehnt.

Fig. 3: Seitenansicht des Kopfes von Idus melanotus. K_1, K_2, K_3 wie Fig. 2. Sinnesorgane in oberflächlicher Anordnung weniger zahlreich als bei Barbus, aber eine ausgesprochene Gruppenstellung zeigend (durch Punkte dargestellt). Eine Gruppe besteht aus 4—7 Organen. Die Gruppen lassen eine Reihenanordnung erkennen: Infraorbital-, Operkularreihen.

Fig. 4, 5 und 6: Golgipräparate von der Epidermis von Barbus fluviatilis.

Fig. 4: Senkrechter Schnitt durch eine Sinnesorgangruppe auf einem Bartfaden. si: axialer Sinnesnerv; se: sensible peripherve Nerven; st: stäbchenförmige Sinneszelle.

Fig. 5: Senkrechter Schnitt durch die Epidermis der Stirngegend. se: intraepidermoidale Nervenfaser, sich mehrfach gabelig teilend.

Fig. 6: Senkrechter Schnitt durch Lippenhaut mit Sinnesorganen. se: intraepidermoidale Nervenfasern in ihrer Verästelung, zum Teil varikös; si: spezifischer Sinnesnerv, am Boden der Sinnesknospe sich verästelnd und kontinuierlich mit den stäbchenförmigen Zellen St zusammenhängend.

Fig. 7: Senkrechter Schnitt durch ein Hautsinnesorgan (Nervenendhügel) von der Oberfläche einer Schuppe von Barbus fluviatilis (vergl. Taf. II, Fig. 4, S.) b: birnförmige Sinneszellen; S: fadenförmige Stützzellen; d: Deckzellen. Das Organ ist in der Epidermis tiefgelagert, bildet an der Oberfläche eine grübchenförmige Vertiefung. Koriumpapille nicht entwickelt.

Fig. 8: Schnitt wie Fig. 7, durch ein auf der gleichen Schuppe wie das auf Fig. 7 dargestellte Organ angeordnetes Hautsinnesorgan (Sinnesknospe). Das Organ ist in der Epidermis hochgelagert. Koriumpapille ausgebildet. b: gleichartige stäbchenförmige Sinneszellen; d: Deckzellen; a—b: s. Fig. 9; c—d: s. Fig. 10.

Fig. 9 und 10: Querschnitte durch eine Hautsinnesknospe von Leuciscus cephalus (von einem Bartfaden).

Fig. 9: Tiefer Schnitt, durch die Kernzone, entsprechend der Linie a—b der Fig. 8. — S: Sinneszellen; d: Deckzellen.

Fig. 10: Höher gelegter Schnitt, entsprechend c—d der Fig. 8.

Tafel IV.

Fig. 1: Isolierte Zellen der Epidermis von Idus melanotus.

1a: Entwickelung der Kolbenzellen (K). Homogener Schleim entsteht von vornherein im peripheren Teil des Plasmas der Zellen.

Fig. 1b: b: basale Epidermiszelle; S S.: Schleimzellen verschiedener Form; l: lymphatische Zellen.

Fig. 2: Senkrechter Schnitt durch ein Perlorgan auf der Stirn von Idus melanotus. H: Hornkegel, aus verhornten Zellschüppchen bestehend; p: centrale vergrösserte Zellen der mittleren Epidermislagen (Polsterzellen); b_1: basale Epidermiszellen sind bei b unter dem Perlorgan abgeplattet.

Fig. 3, 4 und 5: Senkrechte Schnitte durch drei Hautsinnesknospen, welche einer aus fünf Organen bestehenden Gruppe der Parietalgegend von Barbus fluviatilis entnommen sind.

Fig. 3: hochgelagerte Sinnesknospe. s: Sinnesknospe mit d: Deckzellen. p: fadenförmige Papille.

Fig. 4: Sinnesknospe ausgestossen. K: Schleimkonus, der die Lücke ausfüllt. p: Papillenrest.

Fig. 5: Sinusknospe ausgestossen. Bezeichnung wie Fig. 4.

Tafel V.

Fig. 1: Senkrechter Schnitt durch das zweischichtige Ektoderm einer 3 mm langen Kaulquappe von Rana temporaria, basale Zellenlage platt, enthält wenig Pigment, oberflächliche Lage pigmentreich, besonders einzelne Zellen (a); andere fast pigmentlos (b). Oberflächliche Lage kubische Zellen. c: Kutikula.

Fig. 2: Senkrechter Schnitt durch das Ektoderm einer 5 mm langen Kaulquappe von Rana temporaria. Oberflächliche Zellen platt, fast noch kubisch, tiefe Zellen kubisch. Oberflächliche Zellen in freier Hälfte voll Pigment. c: Kutikula. Basale Zellen sehr arm an Pigment.

Fig. 3: Senkrechter Schnitt durch das Ektoderm einer 7,5 mm langen Kaulpuappe von Rana temporaria. Basale Zellen kubisch, oberflächliche ganz platt, sehr pigmentreich. c: Kutikula.

Fig. 4: Senkrechter Schnitt durch die Kutis einer Kaulquappe von Rana temporaria, bei welcher gerade die inneren Kiemen ausgebildet sind; älteres Stadium als Fig. 3. Haut der Bauchfläche, pigmentfrei. Die Zellen beider Epidermislagen kubisch, Korium (co) ohne Zellen, Kutisepithel (ce) ihr angeschlossen. b: eigentümliche Zellen der basalen Schicht, welche durch das Korium hindurchreichen.

Fig. 5: Senkrechter Schnitt durch die Kutis einer 2 cm langen Kaulquappe von Rana temporaria. Die Zellen der basalen Schicht vermehren sich. r: Vielkernige Zellen; sp: Kolbenzellen mit Spiralfaden wie bei Ammocötes. Oberflächliche Epidermislage zeigt kubische Zellen mit wenig Pigment in der freien Hälfte: unter dieser Lage Chromatophoren ausgebreitet; co: Korium, zellenreich. Subepidermoidale Schicht noch nicht gebildet, nur eine Zelle links (bei x).

Fig. 6: Epidermisschnitt von einer Kaulquappe gerade vor der Metamorphose, Vorderbeine gerade vor Durchbruch. Epidermis vielschichtig, bei m Zapfen in das Korium hineinreichend (Muskelzellenanlagen). Subepitheliale Schicht zeigt wenig Zellen. co: Korium, lamellös, mit Zellen; c: Kutikula. Kein Pigment in der Epidermis.

Fig. 7: Schnitt vom gleichen Tier wie Fig. 6. Subepitheliale zahlreiche Zellen. Von den basalen Epidermiszellen Fortsätze ins Korium verlaufend. d: Drüse mit Muskelzellen (m); c: Kutikula. Kein Pigment in der Epidermis.

Fig. 8: Epidermisschnitt einer Kaulquappe von 2,5 m Länge. Bei m zellenreicher Fortsatz der Epidermis durch das Korium: Anlage von Muskelzellen. Kerne lang, stäbchenförmig

direkt in mittlere Lagen der Epidermis übergehend. d: Drüse; c: Kutikula; co: Korium. mit verästelten Zellen. Spärliches Pigment in der freien Hälfte der oberflächlichen Zellen. Chromatophoren überall in der Epidermis, auch in der subepidermoidalen Schicht.

Fig. 9: Rana 2,1 cm lang. Senkrechter Schnitt der Haut (Bauch). Epidermis vierschichtig, oberste Lage verhornt (Einfluss der Luft). m: Muskelzellen von der Epidermis aus durch Korium reichend, von der Epidermis ableitbar.

Fig. 10: Hautschnitt vom gleichen Tier wie Fig. 9. Vom Rücken. m: 2 Muskelzellen; b: Fortsätze der basalen Zellen in die subepidermoidale Schicht. Letztere sehr dick. co: Korium.

Fig. 11: Senkrechter Schnitt durch ein Perlorgan aus der Parietalgegend des Kopfs von Rana esc. direkt nach der Metamorphose. H: Hornkegel, Zellgrenzen nicht deutlich zu sehen, in die Hornschicht der Epidermis übergehend; p: vergrösserte Zellen der mittleren Epidermislagen, diese haben wenig Pigment (feinkörnig). Basale Zellen wie bei Idus kubisch und abgeplattet unter der Perle, sonst hochcylindrisch. d: Drüse; m: deren Muskelzellen co: Korium.

Fig. 12: Perlorgan von Rana tempor. erwachsen (Tastflecken von Merkel). p: vergrösserte Zellen der mittleren Epidermislagen. Kein Hornkegel. Vom unterliegenden Bindegewebe dringen hier keine Pigmentzellen ein, wie in den angrenzenden Punkten. Basale Zellen cylindrisch, unter dem Organ weniger hoch. s: subepidermoidales Polster mit Tastzellen.

Fig. 13, 14 und 15: Erste Anlage einer Hautdrüse von Rana temporaria. 3 verschiedene Stadien, einer Kaulquappe kurz vor der Metamorphose entnommen. Vorderextremitäten gerade vor dem Hervortreten aus dem Kiemensack.

Fig. 13: erste Anlage. Vermehrung der Zellen der tieferen Epidermislagen zu einem dichten Komplexe kugeliger kleiner Zellen; oberste Zellenlage mit Kutikula zieht glatt über die Drüsenanlage weg. Unter der Drüsenanlage (d) Lymphraum (l).

Fig. 14: Um die schärfer abgegrenzte Drüsenanlage bildet sich ein intraepithelialer Lymphraum l, der die Anlage bis gegen die oberste Zellenlage von der übrigen Epidermis trennt.

Fig. 15: Drüsenanlage sprosst in die subepidermoidale Gewebsschicht hinein. An ihrem Drüsenkörper sondern sich innere Drüsen- (d) und äussere glatte Muskelzellen (m).

Fig. 16: Senkrechter Schnitt durch eine Hautwarze von Pleurodeles Waltlii. H: Oberste Zellenlage verhornte grosse pigmentierte Zellen, darunter Ersatzschicht, gleichfalls pigmentirt und im Beginne Verhornung. Darunter vergrösserte Elemente der mittleren Epidermislagen. Basale Zellschicht nicht abgeplattet. b: Basalmembran; d: Drüse; m: deren Muskelzellen.

Tafel VI.

Fig. 1: senkrechter Schnitt durch die Rückenhaut von Rana esculenta (erwachsenes Tier). e: Epidermis, co: straffes Korium; b: Basalmembran; m: glatte Muskelzellen, welche aus der Epidermis heraus in die Tiefe durch die straffe geschichtete Lederhaut sich hindurch erstrecken. Bei x der Zusammenhang dieser Muskelzellen mit den oberflächlichsten verhornten Zellen der Epidermis. Die Basalmembran (b) wird von den Muskelzellen durchbrochen.

Fig. 2: Ein gleicher Schnitt durch die Rückenhaut von Rana temporaria (vergl. Fig. 1).

Fig. 3: Senkrechter Längsschnitt durch eine kleine weisse Linie, wie solche auf dem Rücken von Daktylethra nachweisbar sind. s: in die Tiefe gesenkte Hautsinnesorgane, welche in einer Reihe angeordnet sind. e: Epidermis; co: Korium; dr: Hautdrüsen; a: Fettgewebe.

Fig. 4: Senkrechter Schnitt durch die Epidermis am Rücken von Cryptobranchus japonicus. st. pl.: Stratum plasmaticum; st. int.: Str. intermedium; st. c: Str. corneum; p: Lederhautpapille, welche mit ihrer Spitze bis ins Stratum corneum sich erstreckt.

Fig. 5: Senkrechter Längsschnitt durch ein Hautsinnesorgan von Cryptobranchus japonicus aus der Nackengegend. s: Sinneszellen; st: Stützzellen; d: Deckzellen; v: Blutgefässe; p: Papille des Hautsinnesorganes; b: bindegewebige Hülle des Knospenfollikels.

Fig. 6: Senkrechter Schnitt durch die Haut von Cryptobranchus an einer Stelle wo ein Hautsinnesorgan zu Grunde ging. Man erkennt noch den Rest des Knospenfollikels mit seiner bindegewebigen Hülle (b). Die Papille p ist höher geworden, in ihrer Fortsetzung findet sich ein verhorntes Zellenkonglomerat (ce), welcher bis nahe unter die oberflächlichste Epidermislage reicht. Gerade darüber kein Pigment.

Fig. 7, 8, 9 und 10 zeigen gleiche Epidermispunkte und in verschiedener Weise die Veränderung der Epidermis über der Knospenpapille (Cryptobranchus japonicus).

Fig. 7 zeigt die Papille an der Spitze verbreitert. Das darüber wegziehende Epithel lässt grosse Zellen erkennen, darüber eine Lage platter Zellen. Wie daraus eine tastkörperchenähnliche Bildung entsteht, zeigt Fig. 8: hier sind die Zellen t vermehrt und buchten sich in die Tiefe der Papille aus, sind mit der Epidermis in Zusammenhang. Bei Fig. 9 ist die Bildung eines solchen Gebildes unterblieben, von der Spitze der Papille erstreckt sich aber eine Pigmentzelle bis dicht unter die Oberfläche der Epidermis und zeigt, dass hier ein Sinnesorgan ganz ausgestossen wurde, es bildet dies eine Narbe. Fig. 10 zeigt einen Zustand, der von Fig. 8 ableitbar ist. Die Zellen t der Fig. 8 sind gänzlich verhornt und liegen als scharf begrenzter kompakter Hornkörper über der Papillenspitze im Strat. corneum der Epidermis.

Fig. 11: Senkrechter Längsschnitt durch ein Hautsinnesorgan von der Seitenlinie von Triton cristatus zur Zeit des Wasseraufenthaltes (das Tier war im Hochzeitskleid). s: Sinneszellen; st: Stützzellen; d: Deckzellen; p_1: Stelle des Sinnesnerveneintrittes, Basalfläche der Epidermis unterbrochen, bei Cryptobranchus ist hier eine Papille entwickelt; v: Blutgefässe, v_1: Ringgefäss, umfasst den Knospenfollikel ringförmig; a, i: äussere, i, i: innere Lage der Epidermiszellen, welche dem Sinnesorgan angeschlossen sind und die ich als das Homologon der inneren Wurzelscheide des Säugetier-Haarfollikels (Haarscheide) betrachte. Der Pfeil deutet an, wie bei weiterem Tiefenwachstum des Follikels sich diese innere Wurzelscheide verlängern wird und wie die äussere Wurzelscheide, durch einen Spaltraum von ihr getrennt, sich zu ihr verhalten wird.

Fig. 12: Ein gleiches Organ, das auf Fig. 11 folgende Sinnesorgan der Seitenlinie des gleichen Individuums, im Querschnitt (entsprechend der durch die Linie a, b angedeuteten Ebene). Bezeichnungen wie Fig. 11. Homologie mit den Wurzelscheiden des Säugetierhaares. a, a: äussere Schicht der äusseren, eigentlichen Wurzelscheide; i, a: innere Schicht der äusseren Wurzelscheide; a, i: äussere Schicht der inneren Wurzelscheide (Henlesche Schnitt); i, i: innere Schicht der inneren Wurzelscheide (Huxleysche Schicht).

Fig. 13: Senkrechter Schnitt der Haut einer Larve von Triton taeniatus von 3 cm Länge. e: Leydigsche Zellen; dr: Drüsenanlage; b: Basalmembran der Epidermis; co: Korium.

Fig. 14: Senkrechter Schnitt der Haut eines alten Männchen von Triton helveticus im Hochzeitskleid. ce: Epidermoidale Hautwarze; co: Korium. Der Schnitt entstammt der seitlichen Bauchgegend.

Fig. 15: Senkrechter Schnitt durch die Haut mit Hautsinnesorgan von der Seitenlinie der gleichen Larve, welche Fig. 13 entnommen ist. Rechts von dem Hautsinnesorgan mit seinen Sinnes- (s) und Stützzellen (st) besteht ein Epidermisbezirk (sa), welcher die Anlage später zur Ausbildung kommender Hautsinnesorgane darstellt. Bedeutungsvoll für die Vermehrungsweise der Hautsinnesorgane durch Teilung einheitlicher Anlagen. v: Blutgefäss. Übrige Bezeichnung wie Fig. 13.

Fig. 16: Senkrechter Schnitt durch die Haut mit Hautsinnesorganen vom Nacken eines alten Männchen von Triton alpestris, kurz nachdem das Tier das Wasser aufgesucht hatte, ehe noch das Hochzeitskleid ganz ausgebildet war. Unvollkommen geteiltes Hautsinnesorgan. sp: spornartige Einziehung der Lederhaut. Die Teilung der Stützzellenbezirke (st) ist erfolgt, die Sinneszellen (s) bilden noch eine einheitliche Masse. v: Blutgefässe; b: Bindegewebe.

Tafel VII.

Fig. 1—5: Senkrechte Schnitte durch die Kutis verschiedener Reptilien, der freien oberen Fläche der Schuppen entnommen.

Fig. 1: Hatteria; p: Strat. profundum; i: Strat. intermedium; c: Strat. corneum; o: Oberhäutchen.

Fig. 2: Tropidonotus natrix. Haut mitten zwischen zwei Häutungen: zwei Epidermisgenerationen übereinander; p: Strat prof; i: Strat. intermedium; c: junges Strat. corneum; o: junges Oberhäutchen; c_1: demnächst abzustossendes Stratum corneum mit o_1: Oberhäutchen; l: lockeres subepidermoidales Bindegewebe; pi: Pigmentzellenschicht; s: straffe Lederhaut.

Fig. 3: Anguis fragilis: vor der Häutung: Bezeichnung wie Fig. 2; drei Epidermisgenerationen übereinander; c_2 und o_2 die oberste Hornschicht mit Oberhäutchen, darunter schon zwei weitere Hornschichten ausgebildet.

Fig. 4: Coronella laevis: unmittelbar nach der Häutung; zwei Epidermisgenerationen übereinander; Bezeichnung = Fig. 2.

Fig. 5: Lacerta agilis: oberste Hornschicht mit Oberhäutchen künstlich entfernt. Bezeichnung wie Fig. 2.

Fig. 6: Senkrechter Schnitt der Kutis von Laercta agilis an einer Rückenschuppe. Bezeichnung = Fig 2.

Fig. 7—10: Ein Schenkelorgan der Eidechse in verschiedenen Entwickelungsstadien.

Fig. 7: Lacerta agilis: Embryo acht Tage vor dem Ausschlüpfen, senkrechter Schnitt durch die Anlage einer Schuppe des Oberschenkels, auf welcher ein Schenkelorgan sich ausbildet. Epidermis in der Mitte der freien Oberfläche kaum verdickt (s). In der Koriumpapille (p) Ansammlung von Massen kleiner Rundzellen im Bindegewebe.

Fig. 8: Lacerta agilis vor dem Ausschlüpfen, ein gleicher Schnitt wie Fig. 7; s: Anlage des Schenkelorgans als lokale Epidermis-Wucherung, die sofort in die Tiefe wächst, ohne

dass die Zellen des Strat. prof. eine grössere Ausbildung oder charakteristische Anordnung zeigen wie bei Hautsinnesorganen niederer Wirbeltiere oder Haaranlagen der Säuger. p: Schuppenpapille mit Rundzellen im Bindegewebe.

Fig. 9: Gleicher Schnitt durch die Schuppe mit einem Schenkelorgan von einer jungen Eidechse kurz nach dem Ausschlüpfen. S: Schenkelorgan in die Tiefe gerückt; c: Hornzapfen; t: die letzteren noch bedeckenden Epidermiszellen; ly: Lymphraum.

Fig. 10: Senkrechter Schnitt durch eine Schuppe mit Schenkelorganen von einer erwachsenen Lacerta agilis; a: tiefster Abschnitt des Organfollikels, der in einen grossen Lymphraum (ly) hineinragt. Dieser Teil des Follikels, mit zahlreichen abgerundeten kompakten Sprossen versehen, enthält neben kleinen rundlichen Zellen central schon grössere mit feinen Körnchen erfüllte Elemente; b: es tritt eine regelrechte Schichtung zwischen grossen körnchenhaltigen und kleinen abgeplatten Zellen ein; c: die körnchenhaltigen Zellen verhornen, ebenso die dazwischen liegenden abgeplatteten Elemente; d: von hier an liegt ein Hornzapfen frei im Follikel und erstreckt sich stumpf endigend bis über die freie Hautoberfläche hinaus. Er besteht seiner Hauptmasse nach aus ovalen quergelegenen eiförmigen, ganz verhornten Zellen, zwischen welchen feine platte Hornschüppchen nachweisbar sind; e: epitheliale einfache Scheide des Hornzapfens, bei x x, in die freie Epidermis übergehend; von α—β erstreckt sich die Oberfläche der Schuppe, welche das Schenkelorgan trägt.

Fig. 11: Senkrechter Schnitt durch einen auf einer Schuppe des Körpers gelegenen Tastfleck von Hatteria; p: Strat. prof.; i: Str. intermedium; c: Str. corneum der Epidermis; s: Tastzellen aus der basalen Epithelzellenlage differenziert; n: Nervennetz darunter mit verästelten Zellen darin; pi: Pigmentschicht der Lederhaut.

Fig. 12: Ein Schnitt durch ein gleiches Organ wie Fig. 11 von einem jungen 30 cm langen Krokodil; p: Strat. profundum; i: Strat. intermedium; c: Strat. corneum der Epidermis; bei x x, letzteres unterbrochen; c': Kuppe des Epidermiskegels, aus weniger verhornten Zellen bestehend; t: unter der Epidermis dieses Organs gelegene Gruppe von Tastkörperchen mit ihren Nerven (n).

Fig. 13: Senkrechter medianer Längsschnitt durch eine Rückenschuppe von Lacerta agilis; l: Epidermis. co. l.: lockere subepidermoidale Koriumschicht; co. pi.: Pigmentschicht des Korium. Zwischen ihr und co. s: der straffen Coriumschicht liegt S als Rest einer Coriumhartschuppe, bestehend aus zusammengeballten, zum Teil pigmentierten Zellen.

Fig. 14: Gleiche Schnitte durch zwei Bauchschuppen von Lacerta; n: Nerv; v: Blutgefässe; p l: die Pigmentschicht des Korium tritt in die lockere subepidermoidale Koriumschicht ein und sendet Fortsätze in die Epidermis hinein; übrige Bezeichnungen s. Fig. 13.

Fig. 15: Senkrechter Schnitt der Epidermis an der Unterfläche einer Schuppe von Tropidonotus natrix, 8 Tage nach einer Häutung (entsprechend der Stelle x an der Eidechsenschuppe Fig. 13). Bezeichnungen s. Fig. 2 dieser Tafel.

Tafel VIII.

Fig. 1: Senkrechter Schnitt durch die Epidermis an der Unterfläche einer Körperschuppe von Tropidonotus natrix. Die Zellen des Strat. intermedium bilden gewucherte Zellenmassen, welche als körnchenhaltige Elemente Hohlräume in der Epidermis ausfüllen (mit i bezeichnet).

Fig. 2: Senkrechter Schnitt durch einen Tastfleck auf einer Kopfschuppe von Coronella laevis; p: Strat. prof. der Epidermis; i: Strat. intermedium; c: Strat. corneum; t: Tastkörperchen in einer Koriumpapille; n: dessen Nerv; b: basale Zellen der Epidermis, über die Papille wegziehend.

Fig. 3: Senkrechter Schnitt durch einen Tastfleck auf einer Körperschuppe von Anguis fragilis: Fötus kurz vor dem Ausschlüpfen; p i c: vergl. Fig. 2; s: Tastzellen der basalen Epidermislage; v: Gefäss.

Fig. 4: Senkrechter Schnitt durch die Kutis der Bauchgegend eines Sperlings zur Zeit der ersten Mauser. Bezeichnung siehe Fig. 2.

Fig. 5: Senkrechter Schnitt durch die Kutis eines erwachsenen Mannes (Rücken). Bezeichnung siehe Fig. 2.

Fig. 6: Senkrechter Schnitt durch die Oberhaut von Ornithorhynchus. Bezeichnung siehe Fig. 2.

Fig. 7: Senkrechter Schnitt durch die Oberhaut von der Bauchfläche von Manis; l: Strat. lucidum Sonstige Bezeichnung siehe Fig. 2.

Fig. 8 und 9: Dorsalansicht von 2 Katzenembryonen zur Demonstration als Anordnung der ersten Haaranlagen.

Fig. 8: Reihen geschlossen; Fig. 9: Reihen zerteilt.

Fig. 10: Querschnitt einer sich entwickelnden Feder von einem in der ersten Mauser befindlichen jungen Sperling; p: Papille; s: Federschaft; st: Federstrahlen; Fi: innere Schicht der Federscheide; F a: äussere Schicht derselben; F w: Federwurzelscheide: F b: bindegewebige Federbalgscheide.

Fig. 11—14: Haarfollikelquerschnitte verschiedener Säugetiere.

Fig. 11: von Echidna; Fig. 12: vom halbwüchsigen Hund; Fig. 13: von Hypudaeus; Fig. 14 von Ornithorhynchus; M: Haarmark; R: Rinde des Haarschafts; O: Oberhäutchen; Hi: innere Schicht der Haarscheide; Ha: deren äussere Schicht; Hw: Haarwurzelscheide; Gl: Glashaut der letzteren; Hb: bindegewebige Haarbalgscheide. H: mächtige Hornschicht der Wurzelscheide.

Tafel IX.

Fig. 1—5, 8 und 9: Längsschnitte durch Haarfollikel verschiedener Säugetiere, oberer Teil mit der Austrittsstelle des Haarschafts zur freien Oberfläche; H: Haarschaft; R: Rinde desselben; m: Mark desselben; O: Oberhäutchen; Hs: Haarscheide (innere Wurzelscheide); c: deren stärker verhornte Partie unter der Mündung der Talgdrüse; t: Talgdrüse.

Fig. 1: Mensch erwachsener, Kopfhaar.
Fig 2: halbwüchsige Katze, Stammhaar der Oberlippe.
Fig. 3: alte Katze, Tasthaar der Oberlippe.
Fig. 4: 14 Tage alter Hund, Rückenhaar.
Fig. 5: Ornithorhynchus, erwachsen, Rücken.
Fig. 8: Dasypus, alt, Bauch.
Fig. 9: Manis, alt, Bauch.

Fig. 6: Senkrechter Schnitt durch die Kopfhaut eines 6 monatlichen menschlichen Fötus zur Demonstration einer Haaranlage; H: Haaranlage; c: Korium unter derselben; noch keine Andeutung einer Papille.

Fig. 7: Längsschnitt durch eine ältere Haaranlage vom gleichen Fötus wie Fig. 6; e: Epidermis; Hb: Haarbalgscheide; bei x noch keine Haarpapille; H: Zellen, welche die Anlage des Haarschafts darstellen.

Fig. 10: Querschnitt eines Haarfollikels vom Marder (alt). Bezeichnungen siehe Fig. 11—14 Taf. VII.

Fig. 11—13: Längsschnitt durch den tiefsten Teil eines Haarbalgs mit der Papille, nur eine Hälfte des Schnittes ausgeführt.

Fig. 11: halbwüchsige Katze, Spürhaar der Oberlippe.

Fig. 12: Echidna: Bauch.

Fig. 13: Dasypus: Bauch; R: Rinde des Haarschafts; O: Oberhäutchen: Hi: innere, Ha: äussere Schicht der Haarscheide; Hw: Wurzelscheide; bei x: Umschlagstelle der Wurzelscheide auf die Haarscheide; P: Papille.

Litteratur.

Allis: The Anatomy and Development of the Lateral Line System in Amia calva. (Journal of Morphology. 1889.)
Arnstein: Die Nerven der behaarten Haut. (Wiener Sitzungsberichte, Abt. III. 1876.)
Arnstein (Ostroumow): Die Nerven der Sinushaare. (Anatom. Anzeiger, B. 10, Nr. 24.)
Asp: Zur Lehre über die Bildung der Nervenendigungen. (Mitteilungen aus dem embryol. Institut. Wien. Neue Folge. Heft I. 1884.)
Ayers: On the structure and development of the nasal rays in Condylura cristata. (Biol. Centralblatt. B. 4.)
— A contribution to the Morphology of the Vertebrate Ear, with a Reconsideration of its Functions. (Journal of Morphology. 1892.)
Batelli: Beiträge zur Kenntnis des Baues der Reptilienhaut. (Arch. f. mikr. Anat. B. 17.)
Beard: On the Segmental Sense-organs of the lateral Line and the Morphology of the Vertebrate Auditory Organ. (Zool. Anzeiger 1884. B. 7, Seite 161—162.)
— On the Cranial Ganglia and Segmental Sense-organs of Fishes. (Zool. Anz. 1885. B. 8, S. 220—223.)
— The System of Branchial Sense-organs and their Associated Ganglia in Ichthyopsida. (Studies from the Biol. Laboratory of Owens College 1886. Vol. I, S. 178—218.)
— Morphological Studies. (Spengel, Zoolog. Jahrbücher 1889. B. 3.)
— Notes on Lampreys and Hags (Myxine). (Anatom. Anzeiger 1893. Nr. 2 und 3.)
Behrends: Über Hornzähne. (Nova Acta der Kaiserl. Leop. Carol. Deutschen Akademie der Naturforscher. B. 58. Halle-Leipzig, 1892.)
— Untersuchungen über die Hornzähne der Myxine glutinosa. (Zoolog. Anzeiger 1891.)
Blanchard: Recherches sur la structure de la peau des Lézards. (Bullet. de la Soc. zoolog. de France 1880.)
Blaschko: Über den Bau der Haut. (Verhandl. der physiol. Gesellschaft Berlin 1885 und Archiv für Anat. und Phys; Phys. Abt. V und VI.)
— Über den Verhornungsprozess. (Archiv für Anat. und Physiol.; Physiol. Abteil. 1889 und Verhandl. d. deutsch.-dermatol. Gesellschaft. I. Kongress Prag.)
— Beiträge zur Anatomie der Oberhaut. (Archiv für mikr. Anat. B. 30.)
Bloomfield: The Thread-cells and Epidermis of Myxine. (Quarterly Journ. of micr. sc. 1882.)
Bodenstein: Der Seitenkanal von Cottus gobio. (Zeitschr. f. wissensch. Zool. B. 37.)
Bonnet: Haarspiralen und Haarspindeln. (Morphol. Jahrb. B. 11.)
— Studium über die Innervation der Haarbälge der Haustiere. (Morphol. Jahrb. B. 4, 1878.)
— Über die glatte Muskulatur der Haut und der Knäueldrüsen. (Bayerisches ärztl. Intelligenzblatt 1885.)
— Über die Merkelschen Tastzellen in der Haut. (Ebenda.)
Brock: Über Terminalkörperchen-ähnliche Organe in der Haut von Knochenfischen. (Internationale Monatsschrift f. Anat. u. Physiol. B. 4.)
Bubnoff: Zur Kenntnis der knäuelförmigen Hautdrüsen der Katze und ihrer Veränderungen während der Thätigkeit. (Archiv f. mikr. Anat. B. 20.)
Bugnion: Recherches sur les Organes sensitifs, qui se trouvent dans l'épiderme du Protée et de l'Axolotl. (Bulletin de la Société vaudoise des sciences naturelles B. 12. Lausanne 1873.)

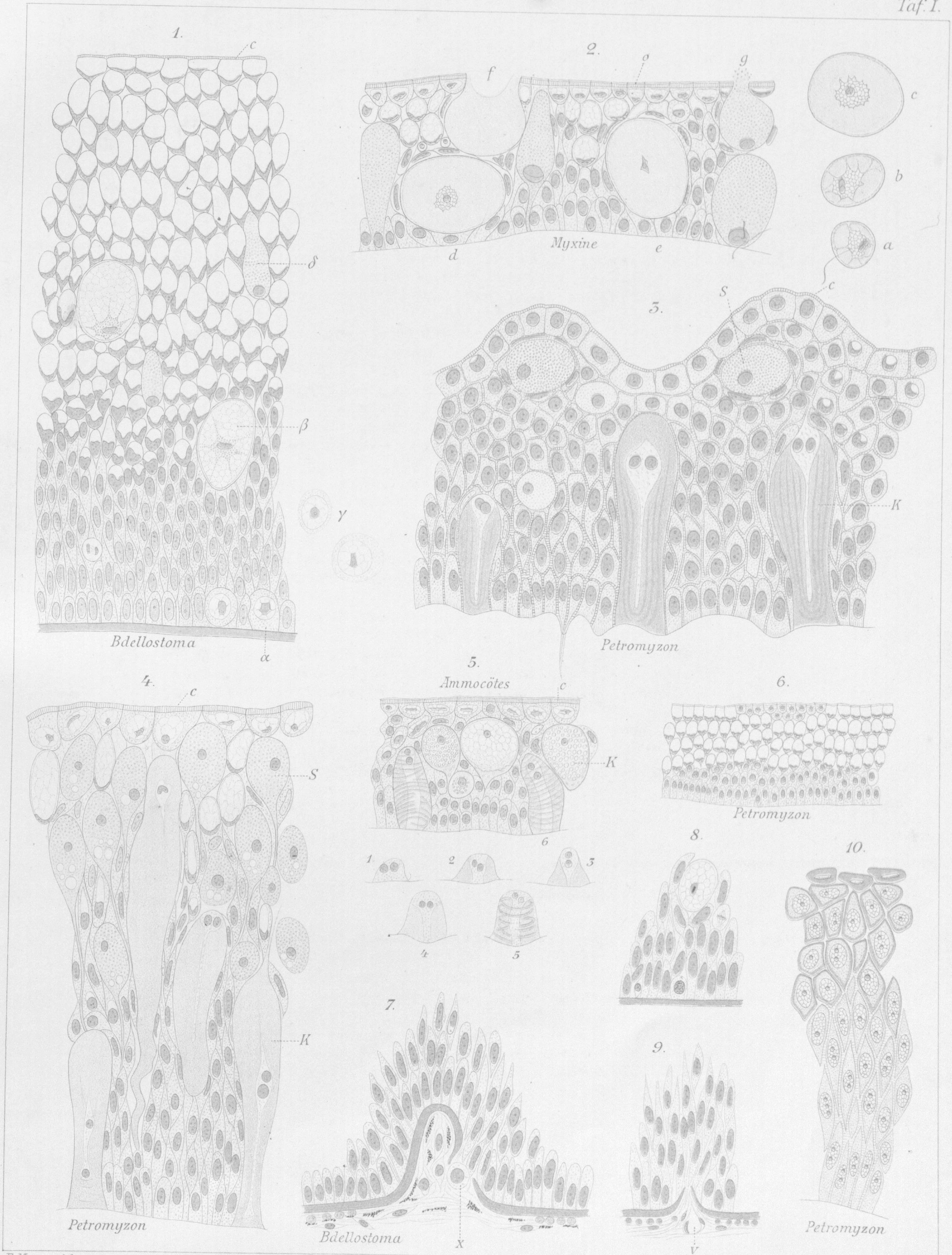
Buzzi: Keratohyalin und Eleidin. (Monatshefte f. prakt. Dermatologie. B. 8.)
Carrière: Die postembryonale Entwickelung der Epidermis des Siredon pisciformis. (Archiv f. mikroskop. Anat. B. 24.)
Cartier: Studien über den feineren Bau der Haut bei den Reptilien. (Arbeiten aus d. Zool. Inst. Würzburg 1874.)
— Studien über den feineren Bau der Epidermis bei den Geckotiden. (Verhandl. d. Würzburger phys.-med. Gesellsch. N F. B. 3, 1872.)
Coggi: Les vesicules de Savi et les organes de la ligne latérale chez les torpilles. (Arch. italiennes de Biologie, T. 16. Turin 1891.)
Colles: Über das Verhalten der Wanderzellen im geschichteten Plattenepithel. (Virchows Archiv. B. 86.)
Collinge: The sensory Canal System of Fishes. Part. I. Ganoidei. (Quarterly Journal of Microsc. Science. Vol. 36, Part. 4. New Series No. 144. August 1894.)
Cybulsky: Das Nervensystem der Schnauze und Oberlippe vom Ochsen. (Zeitschrift f. wissenschaftl. Zoologie. B. 39.)
Davies: Die Entwickelung der Feder und ihre Beziehungen zu anderen Integumentgebilden. (Morpholog. Jahrb. B. 15.)
Dercum: The lateral Sensory Apparatus of Fishes. (Proc. Acad. Nat. Sci. Phil. 1879. S. 152.)
Diesing: Beiträge zur Kenntnis der Haarbalgmuskeln. (Gerlach, Beiträge zur Morphologie u. Morphogenie. I.)
Döderlein: Ein Stomiatide aus Japan. (Archiv f. Naturgeschichte. B. 48.)
Dogiel: Die Nervenendigungen in der Haut der äusseren Genitalorgane des Menschen. (Archiv f. mikrosk. Anat. B. 41. Heft 4. 1893.)
v. Ebner: Mikroskopische Studien über Wachstum und Wechsel der Haare. (Sitzungsber. d. K. Akademie d. Wissenschaften. Wien 1876. B. 74.)
— Über das Wachstum und den Wechsel der Haare. (Mitteilungen des Vereins der Ärzte in Steiermark. 1875/76.)
Eisig: Die Seitenorgane und becherförmigen Organe der Capitelliden. (Mitteil. d. Zoolog. Stat. Neapel 1879.)
Emery: Les taches brillantes de la peau chez les poissons du genre Scopelus. (Archives italiennes de biologie. T. V.)
— Über die Verhältnisse der Säugetierhaare zu schuppenartigen Hautgebilden. (Anat. Anzeiger B. 8, 1893.)
Esoff: Beitrag zur Lehre von der Ichthyosis und den Epithelwucherungen bei derselben, nebst Bemerkungen über den Haarwechsel. (Virchows Archiv. B. 69.)
Ewart: The lateral Sense-organs of Elasmobranchs. I. the Sensory canals of Laemargus. (Trans. Roy. Soc. Edinb. 1893. Vol. 37.)
Feiertag: Über die Bildung der Haare. (Inaug.-Dissert. Dorpat 1875.)
Ficalbi: Sulla Architettura istologica die alcuni peli degli ucceli con considerazioni sulla Filogenia dei peli e delle penne. (Pisa 1890.)
Föttinger: Recherches sur la structure de l'épiderme des Cyclostomes et quelques mots sur les cellules olfactives de ces animaux. (Bulletins de l'Acad. royal. de Belgique. 2e Série. T. 61.)
Fraisse: Embryonalfedern in der Mundhöhle der Vögel. (Zoolog. Anzeiger 1881.)
— Beiträge zur Anatomie von Pleurodeles Waltlii. (Inaug.-Dissert. Würzburg 1880.)
v. Frey: Beiträge zur Sinnesphysiologie der Haut. (Berichte d. mathem.-phys. Klasse des königl. sächs. Gesellsch. d. Wissensch. Leipzig, März 1895.)
Fritsch: Ueber Bau u. Bedeutung des Kanalsystems unter der Haut der Selachier. (Sitzungsber. d. k. preuss. Akad. d. Wissenschaft. Berlin B. 8, 1888.)
Gadow: Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs. B. VI, Abt. IV.
Gardiner: Beiträge zur Kenntnis der Epitrichinen und der Bildung des Vogelschnabels. (Arch. f. mikr. Anat. B. 24.)
Garman, Samuel: On the lateral canal system of the Selachia and Holocephala. (Bulletin of the Museum comparative Zoology, At Harvard College, B. 17, Nr. 2, 1888. Cambridge.)
— On the lateral Canal System of the Selachia and Holocephala. Bull. Mus. comp. Zool. Cambridge U. S. A. 1888, B. 17, S. 57.)
Gegenbaur: Untersuchungen über die Tasthaare einiger Säugetiere. (Zeitschr. f. wissensch. Zool. B. 3, 1851.)
Giovannini: De la régénération des poils après l'épilation. (Arch. f. mikr. Anat. B. 36.)

Giovannini: Über die normale Entwickelung und über einige Veränderungen der menschl. Haare. (Vierteljahrschr. f. Dermatol. u. Syphilis B. 14, 1887.)
Götte: Zur Morphologie der Haare. (Archiv f. mikr. Anat. B. 4, 1868.)
Goldscheider: Neue Thatsachen über die Hautsinnesnerven. (Archiv f. Anat. u. Phys.; Phys. Abt. Supplement 1884.)
Guitel: Sur le systeme de la ligne latérale de Lepadogaster. (Comptes rendus de l'académie des sciences, T. 105.)
— Sur la ligne latérale de la Baudroie. (Lophius piscatorius). (ebenda T. 110.)
Haacke: Über die systematische und morphologische Bedeutung bisher unbeachtet gebliebener Borsten am Säugetierkopf. (Bericht über d. Senckenbergische Naturforschende Gesellschaft, Frankfurt a. M. 1890.)
— Über Metamerenbildung am Säugetierkleid. (Ebenda.)
Hartenstein: Die topographische Verbreitung der Vaterschen Körperchen beim Menschen. (Inaug.-Dissert. Dorpat 1889.)
Hauker: Über die Farben der Vogelfedern. (Arch. f. mikr. Anat. B. 35.)
Hebra: Untersuchungen über die Schichten der menschlichen Oberhaut. (Mitteil. aus dem embryolog. Instit. Wien. B. 2.)
Hesse: Zur Kenntnis der Hautdrüsen und ihrer Muskeln (Zeitschr. f. Anat. u. Entwickelungsgesch. B. 2.)
Hoffmann: Über Haarfarbe und Abzeichen. (Deutsche Zeitschr. f. Tiermedizin. B. 12.)
Hoggan, G. und F.: Etude sur les terminaisons nerveuses dans la peau. (Journal de l'anatomie et de la physiol. 1883.)
Huber: Über Brunstwarzen bei Rana temporaria. (Zeitschr. f. wissensch. Zool. B. 45.)
Hyrtl: Cryptobranchus japonicus. (Wien 1865.)
Jacoby: Die Hornzähne der Cyclostomen nach Untersuchungen an Myxine glutinosa, Petromyzon fluviatilis und marinus. (Archiv f. mikr. Anat. B. 43.)
Känsche: Beiträge zur Kenntnis der Metamorphose des Ammocoetes branchialis in Petromyzon. (Zool. Beiträge von A. Schneider. B. 2.)
Kerbert: Über die Haut der Reptilien und anderer Wirbeltiere. (Archiv f. mikr. Anat. B. 13.)
Klee: Bau und Entwickelung der Feder. (Hallesche Zeitschr. f. Naturwissensch. B. 59. 1886.)
v. Kölliker: Stiftchenzellen in der Epidermis von Froschlarven. (Zool. Anzeiger 1885, Nr. 200.)
— Demonstration mikroskopischer Präparate. (Sitzungsber. d med.-phys. Gesellsch. Würzburg. 1889.)
— Über die Entwickelung des Pigments in den Oberhautgebilden. (Ebenda 1887.)
— Zur Entwickelungsgeschichte der äusseren Haut. (Zeitschr. f. wissensch. Zoologie. B. 2.)
— Handbuch der Gewebelehre des Menschen. (6. Aufl. B. 1. 1889.)
Kollmann: Der Tastapparat der Hand der menschlichen Rassen und der Affen in seiner Entwickelung und Gliederung. (Hamburg und Leipzig 1883.)
Kromeyer: Über die Deutung der von Herxheimer im Epithel beschriebenen Fasern. (Archiv f. Dermatologie u. Syphilis. Jahrg. 22, 1890.)
— Zur pathologischen Anatomie der Psoriasis nebst einigen Bemerkungen über den normalen Verhornungsprozess und die Struktur der Stachelzelle. (Ebenda.)
Langerhans: Untersuchungen über Petromyzon Planeri. (Freiburg i. Br. 1873.)
— Über die Haut der Larve von Salamandra maculata. (Archiv f. mikr. Anat. B. 9.)
Lazansky: Zur Keratohyalinfrage. (Verhandl. d. deutsch. dermatol. Gesellsch. I. Kongr. Prag 1889.)
v. Lenhossék: Beiträge zur Histologie des Nervensystems und der Sinnesorgane. (Wiesbaden 1894.)
Lewinsky: Über die Furchen und Falten der Haut. (Virchows Archiv. B. 92.)
— Zur Physiologie des Rete Malpighi. (Archiv f. Anat. u. Physiol.; Physiol. Abt. 1883. Supplement-Bd.
Leydig: Stiftchenzellen in der Oberhaut der Batrachierlarven. (Zoolog. Anz. 1885, Nr. 212.)
— Zur Anatomie und Histologie der Chimaera monstrosa. (Müllers Arch. 1851.)
— Einige histologische Beobachtungen über den Schlammpeitzger (Cabitis fossilis). (Müllers Archiv 1853.)
— Über die äusseren Bedeckungen der Reptilien und Amphibien. (Archiv f. mikr. Anat. B. 9.)
— Über die allgemeinen Bedeckungen der Amphibien. (Archiv f. mikr. Anat. B. 12.)
— Über die äusseren Bedeckungen der Säugetiere. (Müllers Archiv 1859.)
— Die Hautdecke und Hautsinnesorgane der Urodelen. (Morpholog. Jahrb. B. 2.)
— Über die Schwanzflosse, Tastkörperchen und Endorgane der Nerven bei Batrachiern. (Archiv f. mikr. Anat. B. 12.)

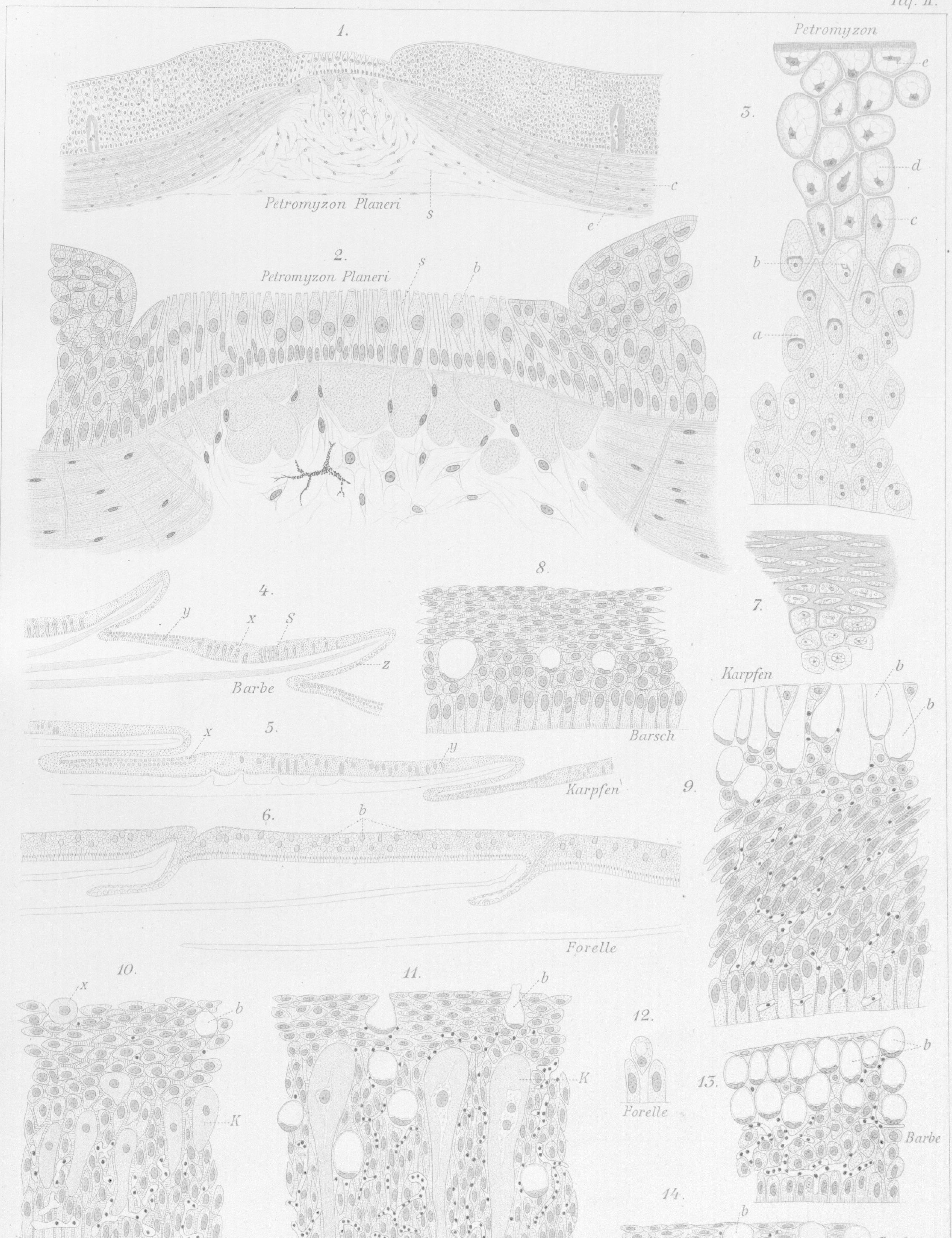
Leydig: Über die Schleimkanäle der Knochenfische. (Müllers Archiv 1850.)
— Über die Nervenköpfe in den Schleimkanälen von Lepidoleprus, Umbrina und Corvina. (Müllers Archiv 1851.)
— Über die äussere Haut einiger Süsswasserfische. (Zeitschr. f. wissensch. Zoologie. B. 3. 1851.)
— Beiträge zur mikroskop. Anatomie und Entwickelungsgeschichte der Rochen und Haie. (Leipzig 1852.)
— Anatomisch-histologische Untersuchungen über Fische und Reptilien. (Berlin 1853.)
— Lehrbuch der Histologie der Menschen und der Tiere. (Frankfurt a. M. 1857.)
— Über Organe eines sechsten Sinnes. (Nova acta acad. caesar. Leopold. Carol. B. 34. 1869.)
— Über die Molche der Württembergischen Fauna. (Archiv f. Naturgesch. B. 33. 1867.)
— Die in Deutschland lebenden Saurier. (Tübingen 1872.)
— Zur Kenntnis der Sinnesorgane der Schlangen. (Archiv f. mikr. Anat. B. 8. 1872.)
— Hautdecke und Hautsinnesorgane der Fische. (Festschrift der Naturforsch. Gesellsch. Halle 1879.)
— Die augenähnlichen Organe der Fische. (Bonn 1881.)
— Untersuchungen zur Anatomie und Histologie der Tiere. (Bonn 1883.)
— Das Integument brünstiger Fische und Amphibien. (Biolog. Centralblatt 1892.)
— Besteht eine Beziehung zwischen Hautsinnesorganen und Haaren? (Biolog. Centralblatt 1893.)
— Integument und Hautsinnesorgane der Knochenfische. (Zool. Jahrbücher. B. 8. 1894.)
List: Studien an Epithelien: Über Wanderzellen im Epithel. (Archiv f. mikr. Anat. B. 25.)
— Zur Herkunft des Pigments in der Oberhaut. (Anatom. Anz. B. 4. Nr. 19.)
— Über die Herkunft des Pigments in der Lederhaut. (Biol. Centralblatt. B. 10.)
— Über Becherzellen. (Archiv f. mikr. Anat. B. 27.)
— Über Becherzellen und Leydigsche Zellen. (Ebenda. B. 26.)
Lvoff: Beiträge zur Histologie der Haut der Reptilien. (Moskau 1885.)
— Beiträge zur Histologie des Haares, der Borste, des Stachels und der Feder. (Bull. Soc. Imp. Nat. Moscou. I. 59. 1884.)
Macallum: The nerve terminations in the cutaneous epithelium of the Tadpole. (Quarterly Journ. of micr. sciences. 1885.)
Malbranc: Von der Seitenlinie und ihren Sinnesorganen bei Amphibien. (Zeitschr. f. wissensch. Zool. B. 26.)
Martin: Beitrag zur Entwickelung der Sinushaare unserer Haussäugetiere. (Deutsche Zeitschrift für Tiermedizin. B. 10.)
Maurer: Hautsinnesorgane, Feder- und Haaranlage. Ein Beitrag zur Phylogenie der Säugetierhaare. (Morphol. Jahrb. B. 18.)
— Zur Phylogenie der Säugetierhaare. (Morphol. Jahrb. B. 20.)
— Zur Frage von den Beziehungen der Haare der Säugetiere zu den Hautsinnesorganen niederer Wirbeltiere. (Morphol. Jahrb. B. 20.)
Mayer: Beitrag zur Lehre vom Bau der Sinushaare. (Archiv. f. mikr. Anat. B. 35.)
de Meijere, J. C. H.: Over de Haren der Zogdieren. (Leiden 1893.)
— Über die Haare der Säugetiere, besonders über ihre Anordnung. (Morphol. Jahrb. B. 21.)
Merk: Über die Schleimabsonderung an der Oberhaut der Forellenembryonen. (Sitzungsber. d. Wiener Akad. Mathem.-naturw. Kl. B. 93. Abt. III. 1886.)
Mertsching: Histologische Studien über Keratohyalin und Pigment. (Virchows Archiv. B. 116.)
— Beiträge zur Histologie des Haares und des Haarbalges. (Archiv f. mikr. Anat. B. 31.)
Meyerson: Zur Pigmentfrage. (Virchows Archiv. B. 118.)
Mitrophanow: Zur Entwickelungsgeschichte und Innervation der Nervenhügel der Urodelenlarven. (Biolog. Centralblatt 1887.)
— Über die Organe der sechsten Sinnesthätigkeit bei Amphibien. (Warschauer Univ.-Nachrichten 1888 u. Biol. Centralblatt. B. 7. 1887.)
— Über die primäre Anlage der Seitenorgane bei den Plagiostomen. (Warschauer Univ.-Nachr. 1889.)
Mojsisovics: Über die Nervenendigung in der Haut der Säuger. (Sitzungsber. d. Kaiserl. Akad. d. Wissensch. Wien 1876.)
Nalepa: Die Intercellularräume des Epithels u. ihre physiologische Bedeutung bei den Pulmonaten. (Sitzungsbericht d. Wiener Akad. 1883.)
Nicoglu: Über die Hautdrüsen der Amphibien. (Zeitsch. f. wissensch. Zool. B. 56.)
Nicolas: Sur l'épiderme des doigts du gecko. (Internation. Monatsschrift f. Anat. u. Physiol. B. 4.)

Paoloff: Entstehung und Schicksale des Keratohyalins vor und nach der Geburt. (Monatshefte f. praktische Dermatol. B. 9.)
Paul: Über Hautanpassung der Säugetiere. (Inaug.-Dissert. Jena 1884.)
Paulicki: Über die Haut des Axolotls. (Archiv f. mikr. Anat. B. 25.)
Philippson: Über Hautpigment. (Fortschritte der Medizin. B. 8.)
— Bemerkungen zur Histologie des normalen Sekretes der menschlichen Talgdrüsen. (Monatshefte f. prakt. Dermatologie. B. 11.)
Piana: Della Struttura della Glandule a tube e dei corpusculi Pacinici nella superficie plantare di alcuni animali domestici. (Memor. della Academ. delle scienze dell' Instit. di Bologna VI.)
Pluschhoff: Beiträge zur Histologie der Haut bei Säugetieren. (Kasan 1890. – Russisch, stand mir nur im Referat zur Verfügung.)
Pogojeff: Über die Haut des Neunauges. (Archiv f. mikr. Anat. B. 34.)
Poulton: Über Tastorgane und andere Gebilde im Schnabel von Ornithorhynchus. (Journ. of Physiol. Vol. 2.)
— The Structure of the Bill and Hairs of Ornithorhynchus paradoxus; with a Discussion of the Homologies and Origin of Mammalian Hair. (Quarterly Journal of Microscopical Science, June 1894.)
Ramon y Cajal: Contribution à l'étude des cellules anastomosées des épithéliums pavimenteux stratifiés. (Internat. Monatsschr. f. Anat. u. Histol. B. 3.)
Ranvier: De l'éléidine et la répartition de celle substance dans la peau, la muqueuse buccale et la muqueuse oesophagienne des vertébrés. (Archiv. de physiol. 1884.)
Reh: Die Schuppen der Säugetiere. (Jenaische Zeitschrift f. Naturwissensch. B. 29, N. F. B. 22.)
Reinhardt, J.: Über einige kleine Gruben an den Schuppen mancher Schlangen. (Aus Videnskabelige Meddelelser fra den naturhistoriske Forening i. Kjöbnhavn for 1860. übersetzt.)
Reinke: Untersuchungen über die Horngebilde der Säugetierhaut. (Archiv f. mikr. Anat. B. 30.)
Reissner: Beiträge zur Kenntnis der Haare des Menschen und der Säugetiere. (Breslau 1854.)
Remy: Recherches histologiques sur l'Anatomie normale de la peau de l'homme. (Journal de l'anatom. et de la physiolog. 14e année 1878.)
Renant: Sur l'évolution épidermique et l'évolution cornée des cellules du corps muqueux de Malpighi (Comptes rendus T. 104.)
Retterer: Sur le lieu et le mode de formation du pigment cutané chez les mammifères. (Société de biologie 1887.)
Ribbert: Beiträge zur Anatomie der Hautdecke bei Säugetieren. (Arch. f. Naturgesch. B. 44, 1878.)
Richiardi: Intorno alle glandule tubulari del derma del dromedario (Società Toscana di Scienze Natur. 1881. das gleiche: Zool. Anzeiger 1881.)
— Intorno alla distribuzioni dei nervi sell follicolo dei peli tattili con apparato vascolare erettile del Bos taurus. 1883.
Römer: Über den Bau und die Entwickelung des Panzers der Gürteltiere. (Jenaische Zeitschr. f. Naturw. B. 27, 1893.)
— Zur Frage nach dem Ursprung der Schuppen der Säugetiere. (Anat. Anz. VIII.)
— Die Schuppen der Säugetiere. (Jenaische Zeitschr. f. Naturwissensch. B. 29. N. F. 22.)
Sarasin, P. u. F.: Ergebnisse naturwissenschaftl. Forschungen auf Ceylon. B. II, Wiesbaden 1888. 2. Heft: Zur Entwickelungsgeschichte und Anatomie der ceylonesischen Blindwühle: Ichthyophys glutinosus. 2. Teil: Die Seitenorgane der Larve.
— Notiz über direkte Kommunikation des Blutes mit dem umgebenden Medium. (Arbeiten aus d. zool. Institut Würzburg, 8.)
Schöbl: Über die Nervenendigung an den Tasthaaren der Säugetiere, sowie über die feinere Struktur derselben. (Arch. f. mikr. Anat. B. 9, 1873.)
Schöler: Beitrag zur Kenntnis der Nerven in der Epidermis der Fische. (Inaug.-Dissert., Bonn 1885.)
Schuberg: Über Zusammenhang von Epithel- und Bindegewebszellen. (Sitzungsber. d. phys. med. Gesellsch. Würzburg 1891, Nr. 4 u. 5, u. Verhandlungen der deutschen zool. Gesellschaft, 1891.)
Schulin: Beiträge zur Histologie der Haare. (Zeitschr. f. Anat. u. Entwickelungsgesch. B. 2.)
— Über den Haarwechsel und die Entwickelung von Haarbälgen mit mehreren Haaren. (Sitzungsber. d. Gesellsch. z. Beförderung d. gesamten Naturwissensch. Marburg 1876.)
Schultze, Max: Über die kolbenförmigen Gebilde in der Haut von Petromyzon. (Archiv f. Anat. Physiol. u. wissensch. Medizin, 1861.)

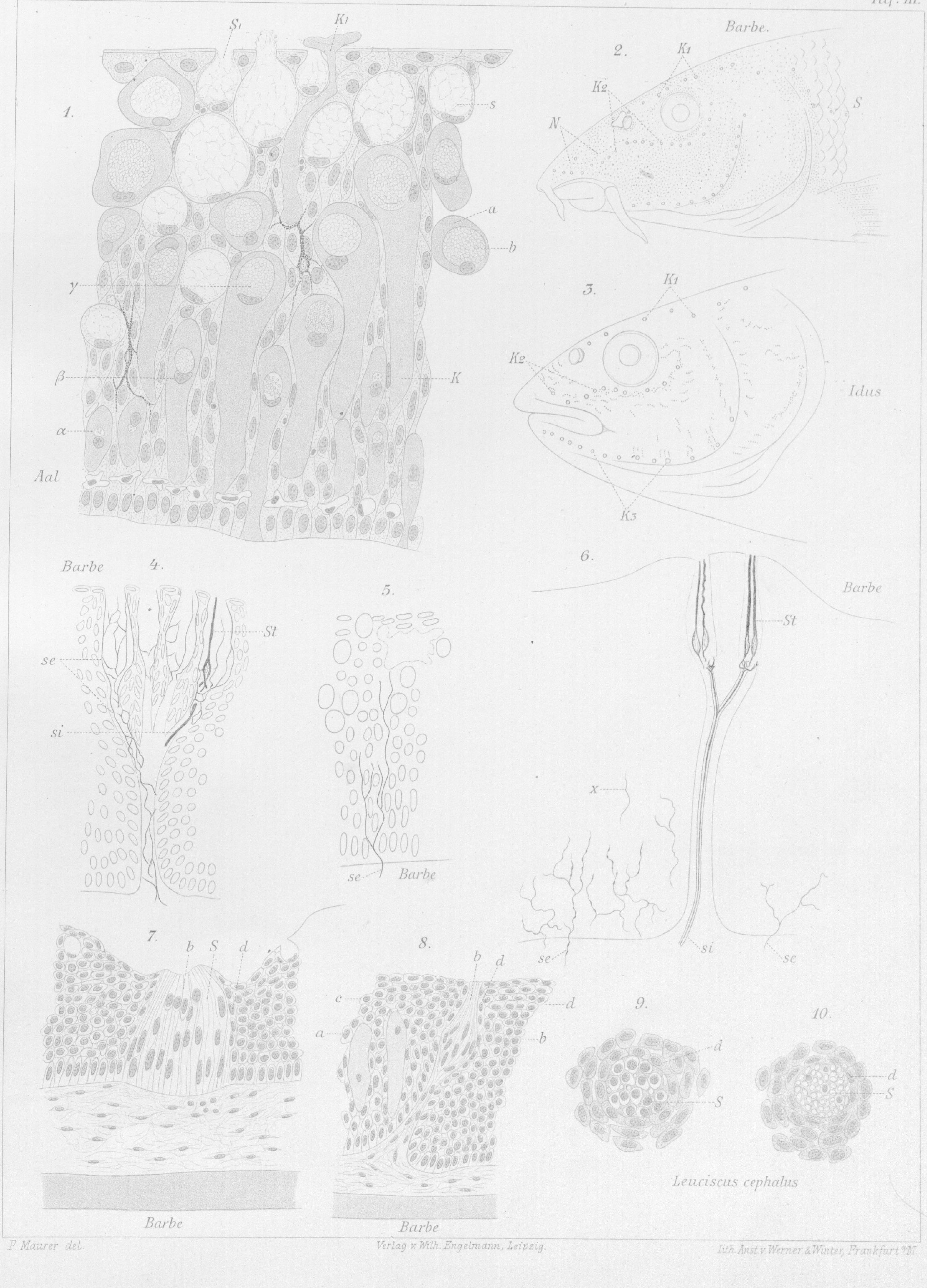
Schulze, F. E.: Über die Nervenendigungen in den sogenannten Schleimkanälen der Fische und über entsprechende Organe der durch Kiemen atmenden Amphibien. (Archiv f. Anat. u. Physiol., 1861.)
— Über die becherförmigen Organe der Fische. (Zeitschr. f. wissensch. Zoologie, 1863, B. 12.)
— Über die Sinnesorgane der Seitenlinie bei Fischen und Amphibien. (Archiv f. mikr. Anatom. 1870, B. 6.)
— Über kutikulare Bildungen und Verhornungen von Epithelzellen bei Wirbeltieren. (Archiv für mikr. Anat. B. 5.)
— Über Drüsen- und Epithelzellen. (Arch. f. mikr. Anat. B. 3.)
Schwalbe: Lehrbuch der Anatomie der Sinnesorgane. Erlangen 1883.
— Über den Farbenwechsel winterweisser Tiere. (Schwalbe, Morphologische Arbeiten B. 2, Heft 3.)
de Sède de Liéoux: Recherches sur la ligne latérale des Poissons osseux. 1884.
Smith: The histology of the skin of the elephant. (Journal of anat. and physiol. V. 24, 1890.)
Solger: Über die Seitenorgane der Fische. (Leopoldina. 1878, Heft 14.)
— Neue Untersuchungen zur Anatomie der Seitenorgane der Fische. I. Die Seitenorgane von Chimaera. (Arch. f. mikrosk. Anat. 1879, B. 17.)
— Die Seitenorgane der Selachier. (Arch. f mikr. Anat. 1880, B. 18.)
— Die Seitenorgane der Knochenfische. (Arch. f. mikr. Anat., B. 18.)
— Über den feineren Bau der Seitenorgane der Fische. (Sitzungsberichte d. naturf. Gesellsch. Halle 1880.)
— Bemerkungen über die Seitenorganketten der Fische. (Zool. Anz. 1882, B. 5.)
de Souza Fontes: Beiträge zur anatom. Kenntnis der Hautdecke des Ornithorhynchus paradoxus. (Inaug.-Diss., Bonn 1879.)
Stannius: Das periphere Nervensystem der Fische. (Rostock 1849.)
Stieda: Über Haarwechsel. (Müller's Archiv 1867.)
— Über den Haarwechsel. (Biol. Centralbl. B. 7, 1887.)
— Bau u. Entwickelung der Feder. (Petersburger medizin. Zeitschr. 17, 1870.)
— Über den Bau der Puderdunen der Rohrdommel. (Arch. f. Anat. u. Physiol. 1870.)
Strong: The cranial Nerves of Amphibia. (Journal of Morphology Vol. 10, 1895.)
Studer: Die Entwickelung der Feder. (Inaug.-Diss. Bern 1873.)
Todaro: Sulla struttura intime delle pelle de Retilli. (Atti R. Acad. Lincei Mem. Sc. Fis. V. II, 1879.)
Unna: Über das Pigment der menschlichen Haut. (Monatsschrift f: prakt. Dermatol. 4.)
— Fortschritte der Hautanatomie in den letzten fünf Jahren. (Monatshefte für prakt. Dermatologie, B. 8.)
— Die Nervenendigung in der menschlichen Haut. (Monatshefte f. prakt. Dermatologie, B. 1.)
— Beiträge zur Histologie und Entwickelungsgeschichte der menschlichen Oberhaut und ihrer Anhangsgebilde. (Archiv f. mikr. Anat. B. 12.)
Waldeyer: Untersuchungen über die Histogenese der Horngebilde, insbesondere der Haare und Federn. (Beiträge zur Anatomie u. Embryologie, als Festschrift für Jakob Henle. Bonn 1882.)
— Atlas der menschlichen und tierischen Haare sowie der ähnlichen Fasergebilde. (Lahr 1894.)
Weber, M.: Studien über Säugetiere.
I. Ein Beitrag zur Frage nach dem Ursprung der Cetaceen. Jena 1886.
— Beiträge zur Anatomie und Entwickelung des Genus Manis. (Zool. Ergebn. einer Reise in Niederländisch-Ostindien. B. II, Leiden 1892.)
— Notizen über Säugetiere des indischen Archipels. (Ebenda B. III, 1893.)
— Bemerkungen über den Ursprung der Haare und über Schuppen bei Säugetieren. (Anat. Anz. 8, 1893.)
Welcker, Über die Entwickelung und den Bau der Haut und Haare bei Bradypus. (Abhandl. d. naturf. Gesellsch. Halle, B. 9.)
Wermann: Beiträge zur Lehre vom Hautpigment. (Verhandl. d. deutsch. dermatol. Gesellsch., Prag 1889.)
Wiedersheim: Über die Kopfdrüsen der Amphibien. (Sitzungsber. d. med. phys. Gesellsch. Würzburg 1876.)
— Lehrbuch der vergl. Anatomie der Wirbeltiere. (3. Auflage 1893.)
Wilson and Martin: Further observations upon the anatomy of the integumentary structures in the muzzle of Ornithorhynchus. (Proceed. of the Linnean Society of New South Wales. Vol. 9 (Series 2nd) 1894.
Winkler und v. Schrötter: Zur Eleidinfrage. (Mitteil. aus d. embryol. Inst. der Universität Wien, 1890.)
Wolff, G.: Die Kutikula der Wirbeltierepidermis. (Jenaische Zeitschr. f. Naturw. B. 23.)
Zenneck: Die Anlage der Zeichnung und deren physiologische Ursachen bei Ringelnatterembryonen. (Zeitschrift f. wissenschaftliche Zoologie, B. 58, Heft 3, 1894. Auch separat erschienen.)



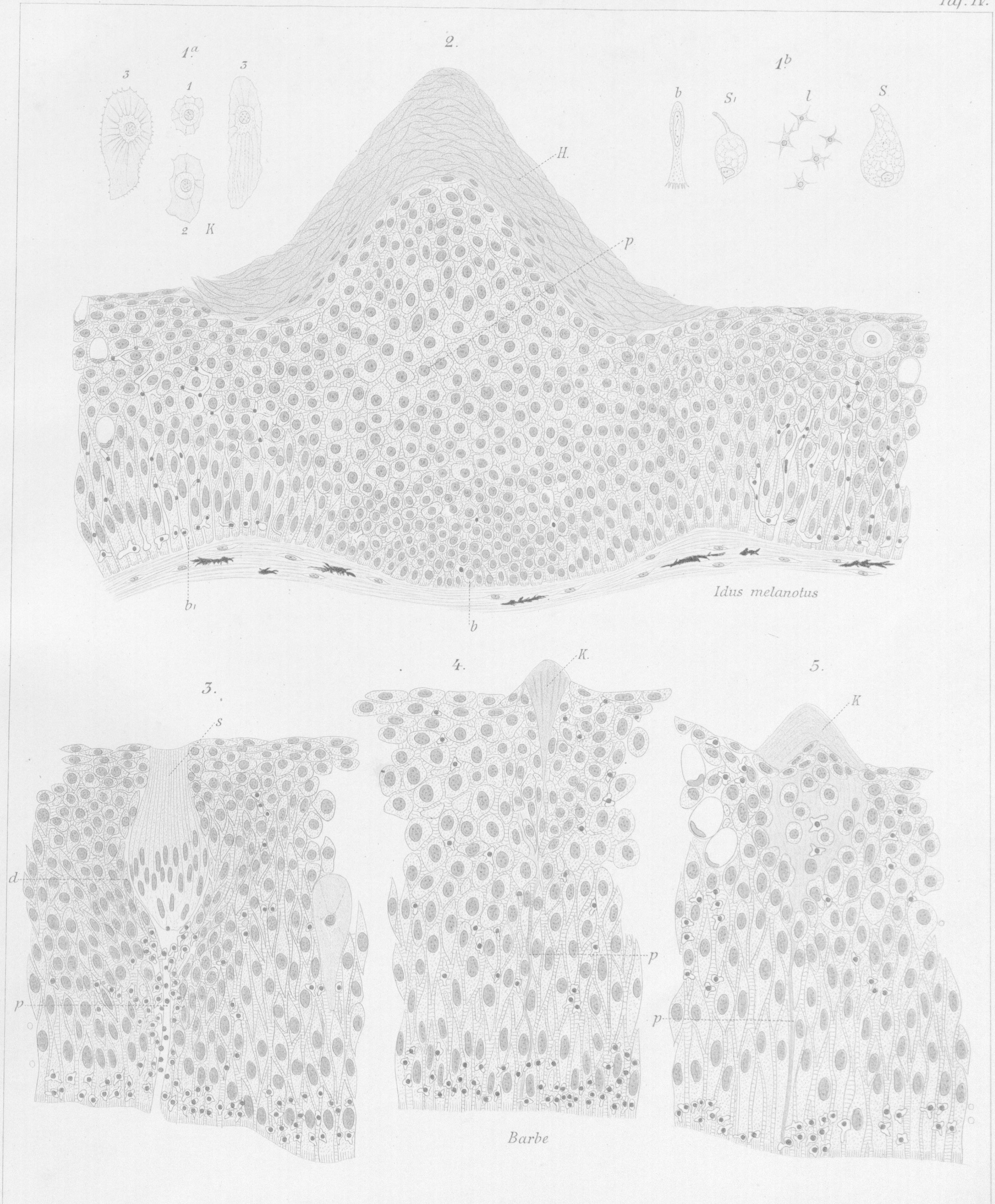
F. Maurer del. Verlag v. Wilh. Engelmann, Leipzig. Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt a/M.



F. Maurer del. Verlag v. Wilh. Engelmann, Leipzig. Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt a/M.



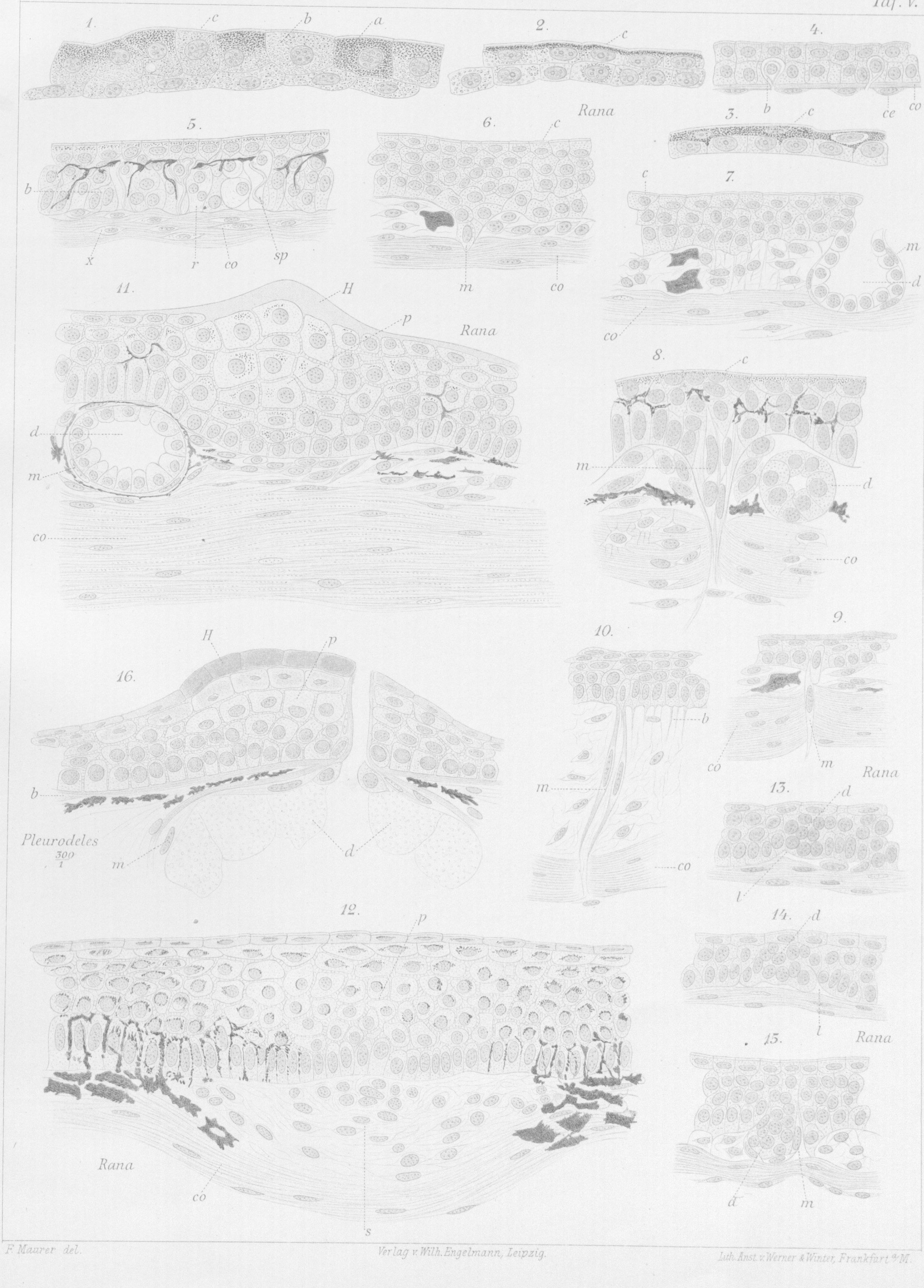
F. Maurer del. Verlag v. Wilh. Engelmann, Leipzig. Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt a/M.



F. Maurer del.

Verlag v. Wilh. Engelmann, Leipzig.

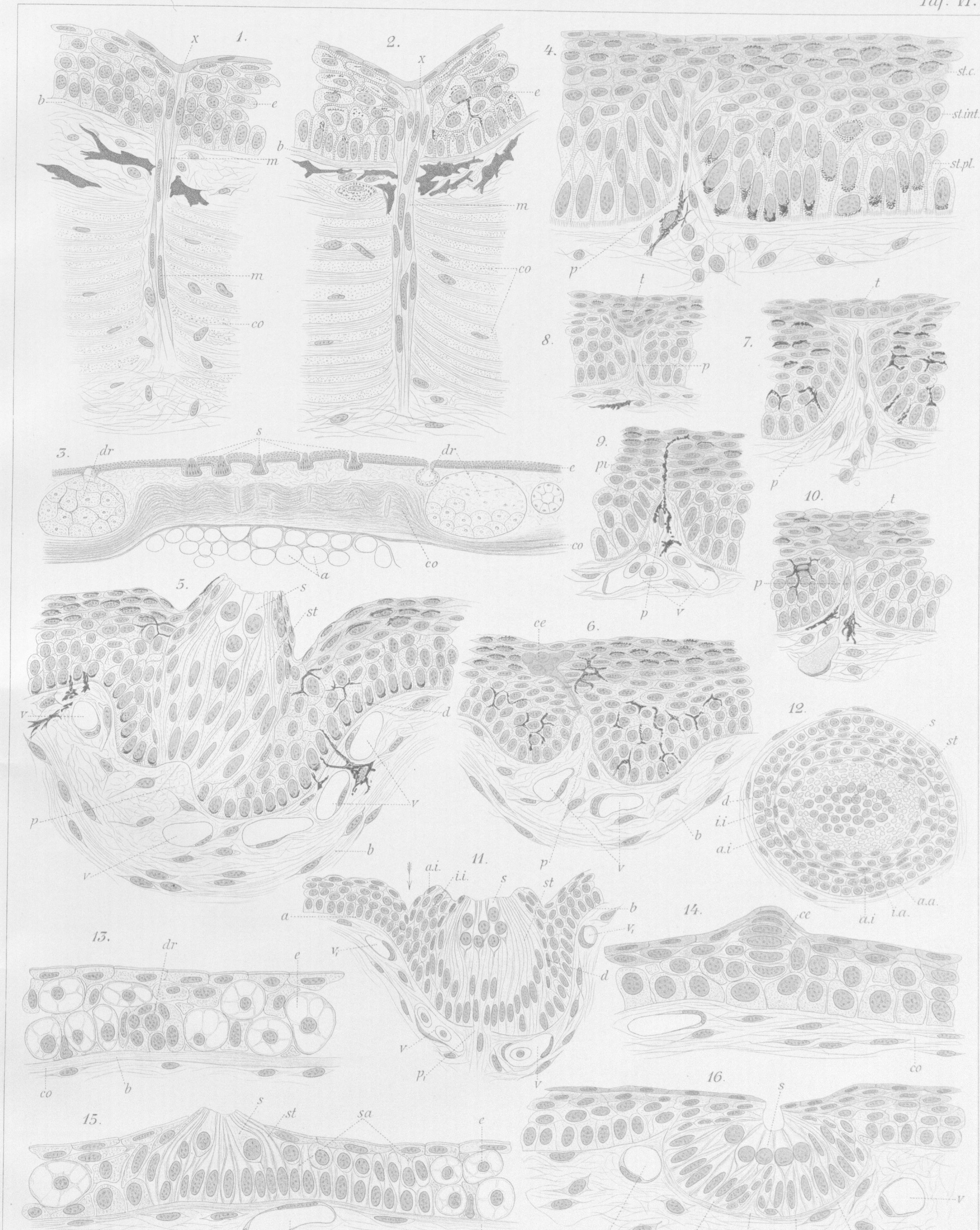
Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt a/M.

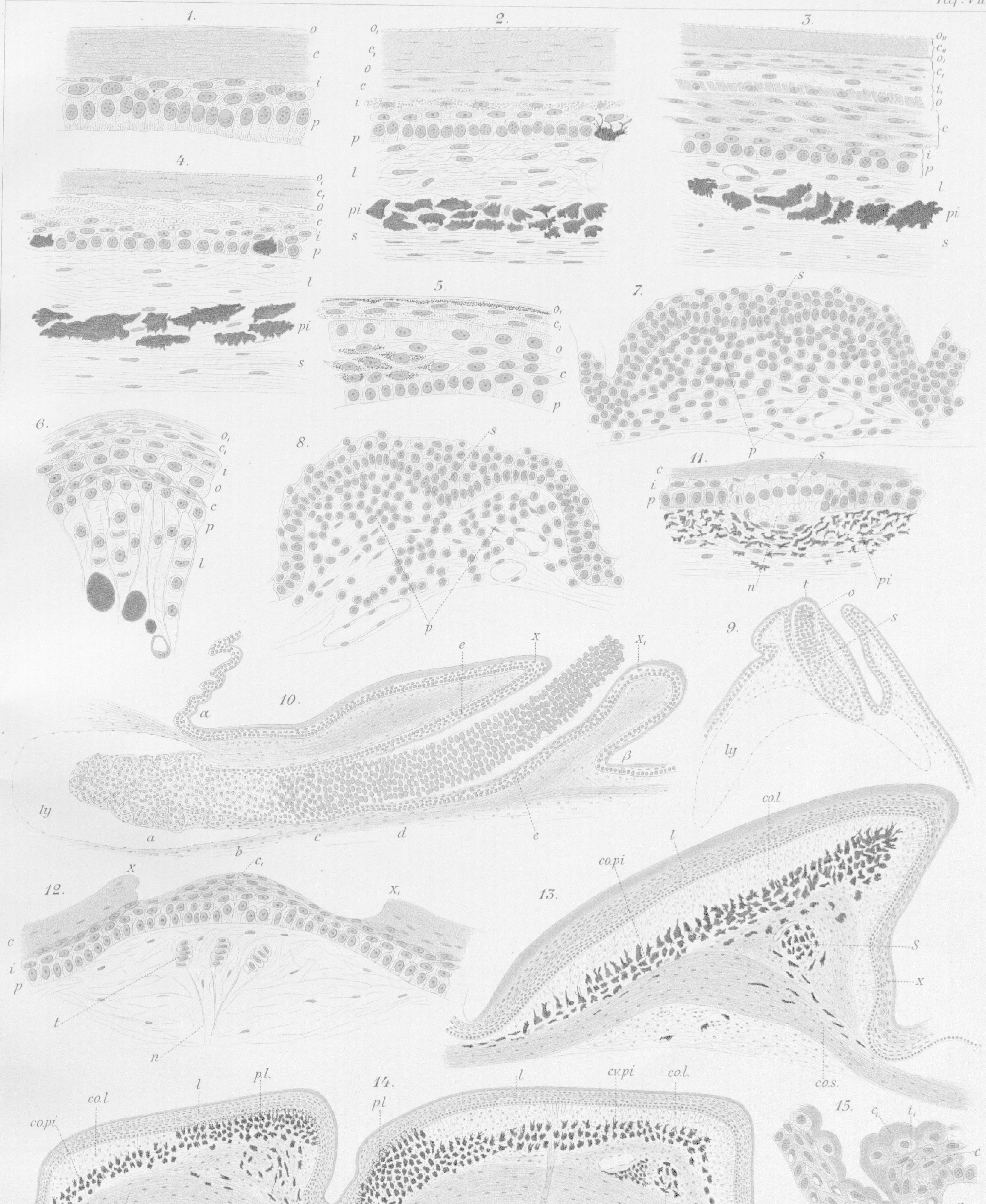


F. Maurer del.

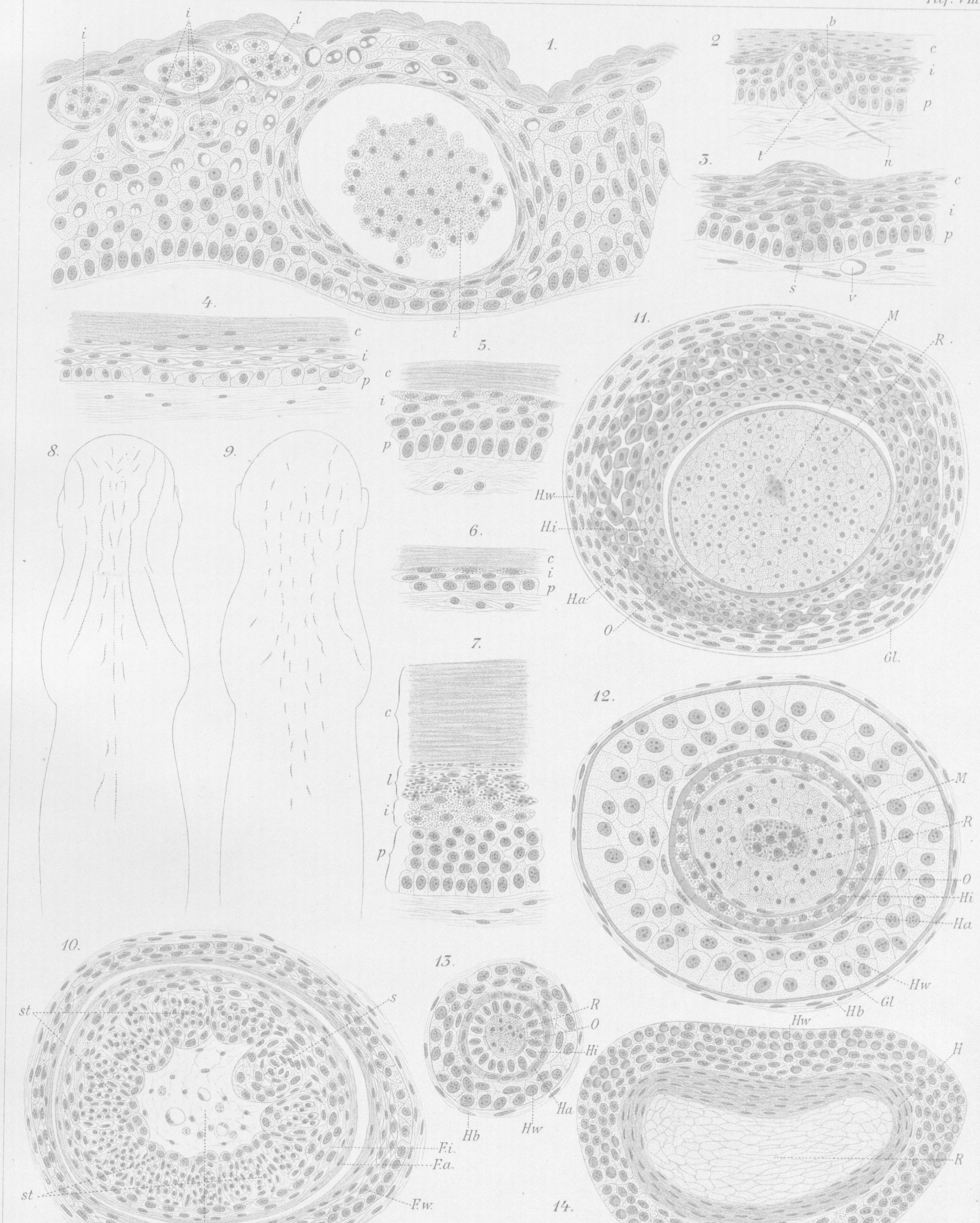
Verlag v. Wilh. Engelmann, Leipzig.

Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt a/M.

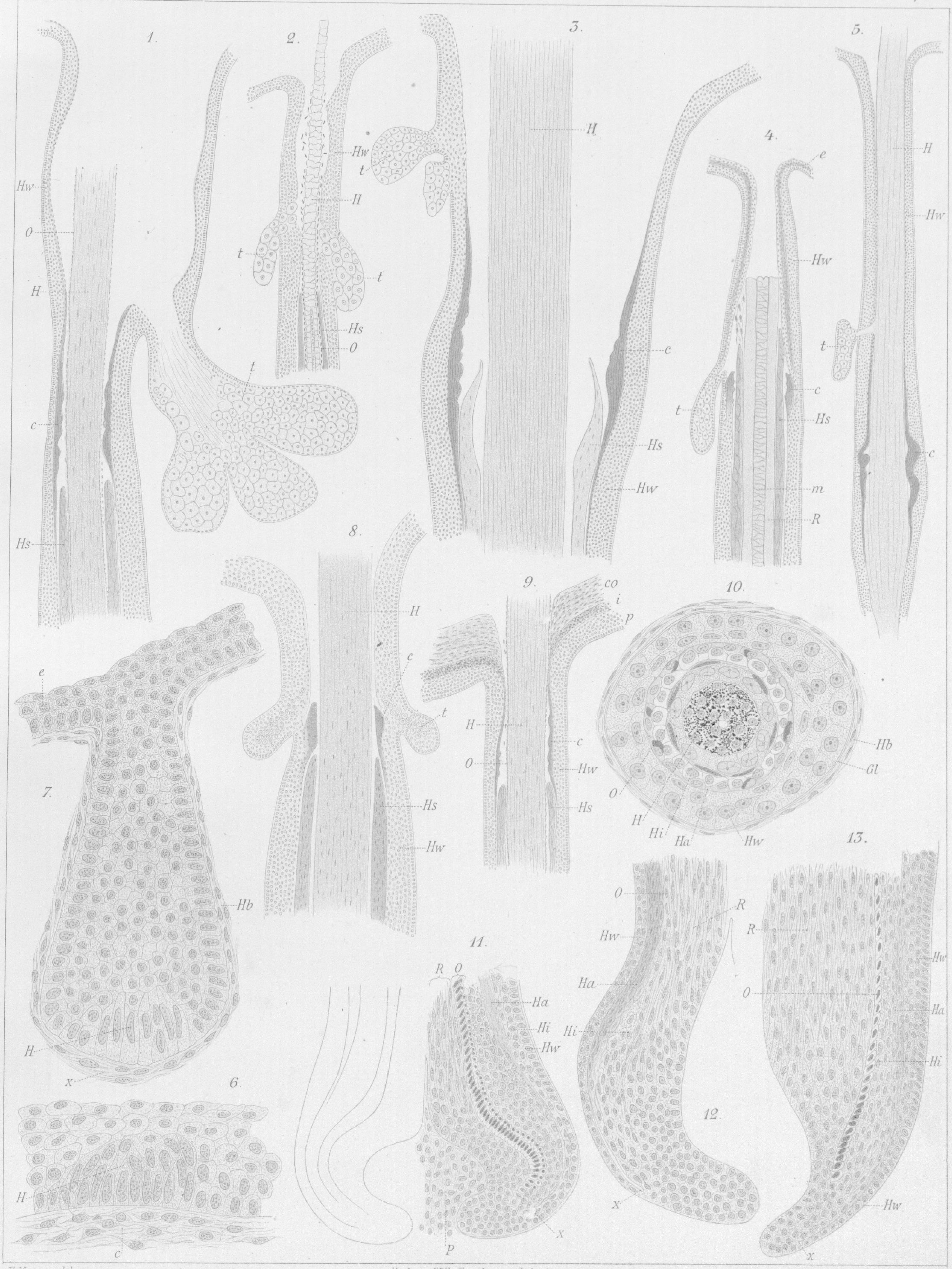

1.
x
b
e
m
m
co
2.
x
e
b
m
co
4.
st.c.
st.int.
st.pl.
p
3.
s
dr
dr
e
co
co
a
8.
t
p
7.
t
p
9.
pi
p
v
10.
t
p
5.
s
st
v
d
v
p
b
v
6.
ce
b
p
v
12.
s
st
d
i.i
a.i
a.i
i.a.
a.a.
11.
a.i.
i.i.
s
st
a
b
v1
v1
d
v
p1
v
14.
ce
co
13.
dr
e
co
b
16.
s
v
v
st
sp
b
st
15.
s
st
sa
e
v
b
co



F. Maurer del.
Verlag v. Wilh. Engelmann, Leipzig.
Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt a/M.



F. Maurer del. Verlag v. Wilh. Engelmann, Leipzig. Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt a/M.



F. Maurer del. Verlag v. Wilh. Engelmann, Leipzig. Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt ^a/M.

ℳ ₰

Aeby, Ch., Der Bronchialbaum der Säugethiere und des Menschen, nebst Anmerkungen über den Bronchialbaum der Vögel und Reptilien. Mit 6 lith., 4 Lichtdrucktafeln u. 9 Holzschn. Lex.-8. 1880. 10.—.

Festschrift, Albert von Kölliker zur Feier seines siebenzigsten Geburtstages gewidmet von seinen Schülern. Mit 17 Tafeln. gr. 4. 1887. 40.—.

Inhalt: Gegenbaur, C., Ueber die Occipitalregion und die ihr benachbarten Wirbel der Fische. Mit Taf. I u. 2 Holzschn. — Eberth, C. J., Zur Kenntniss der Blutplättchen bei den niederen Wirbelthieren. Mit Taf. II. — v. la Valette St. George, Zelltheilung und Samenbildung bei Forficula auricularia. Mit Taf. III u. IV. — Hensen, V., Ein photographisches Zimmer für Mikroskopiker. Mit Taf. V. — Wiedersheim, Rob., Das Geruchsorgan der Tetrodonten nebst Bemerkungen über die Hautmuskulatur derselben. Mit Taf. VI. — v. Nussbaum, Ueber Unglücke in der Chirurgie. — Solger, B., Die Wirkung des Alkohols auf den hyalinen Knorpel. Mit Taf. VII u. VIII. — Reubold, Ueber Pancreasblutung vom gerichtsärztlichen Standpunkte. — Forel, F. A., La pénétration de la lumière dans les lacs d'eau douce. — Orth, J., Ueber die Entstehung und Vererbung individueller Eigenschaften. — Schottelius, M., Biologische Untersuchungen über den Micrococcus prodigiosus. Mit Taf. IX. — Müller, P., Bemerkungen über physiologische und pathologische Involution des puerperalen Uterus. — Kunkel, A. J., Ueber die quergestreifte Muskelfaser. — Kölliker, Th., Ueber die Hernia processus vaginalis encystica. — Kirchner, W., Ueber Divertikelbildung in der Tuba Eustachii des Menschen. Mit Taf. X. — Rosenberger, J. A., Ein Vorschlag zur Behandlung gangraenescirender Darmwandbrüche. — Schultze, O., Zur ersten Entwicklung des braunen Grasfrosches. Mit Taf. XI u. XII u. 1 Holzschn. — Felix, W., Die Länge der Muskelfaser bei dem Menschen und einigen Säugethieren. Mit 1 Holzschn. — Riedinger, F., Ueber Ganglion periosteale (Periostitis albuminosa). — Virchow, H., Ein Fall von angeborenem Hydrocephalus internus, zugleich ein Beitrag zur Mikrocephalenfrage. Mit Taf. XIII u. XIV u. 7 Textfig. — Richter, W., Ueber zwei Augen am Rücken eines Hühnchens. Mit Taf. XV. — Flesch, M., Versuch zur Ermittelung der Homologie der Fissura parieto-occipitalis bei den Carnivoren. Mit Taf. XVI. — Decker, Fr., Zur Physiologie des Fischdarmes. — Helfreich, Fr., Eine besondere Form der Lidbewegung. — Stöhr, Ph., Ueber Schleimdrüsen. Mit Taf. XVII u. 1 Textfig.

— Herrn Geheimrat Albert von Koelliker zur Feier seines fünfzigjährigen medicinischen Doktorjubiläums gewidmet von dem anatomischen Institut der Universität Würzburg. Mit 11 Tafeln und 2 Figuren im Text. Fol. 1892. 36.—.

Inhalt: Schultze, Oskar, Zur Entwickelungsgeschichte des Gefässsystems im Säugetierauge. Mit Taf. I—V. — Fick, Rudolf, Über die Arbeitsleistung der auf die Fussgelenke wirkenden Muskeln. Mit 2 Fig. im Text. — Voll, Adam, Über die Entwickelung der Membrana vasculosa retinae. Mit Taf. VI. — Sclavunos, Georgios L., Beiträge zur feineren Anatomie des Rückenmarkes der Amphibien. Mit Taf. VII u. VIII. — Heidenhain, Martin, Über Kern und Protoplasma. Mit Taf. IX—XI.

Flower, William Henry, Einleitung in die Osteologie der Säugethiere. Nach der dritten unter Mitwirkung von Dr. Hans Gadow durchgesehenen Original-Ausgabe. Mit 134 Figuren im Text. gr. 8. 1888. 7.—.

Fol, Hermann, Lehrbuch der vergleichenden mikroskopischen Anatomie mit Einschluss der vergleichenden Histologie und Histogenie. Erste Lieferung: Die mikroskopisch-anatomische Technik. Bogen 1—13 mit Figuren 1—84 in Holzschn. gr. 8. 1884. 5.—.

Die 2. (Schluss-) Lieferung ist in Vorbereitung und wird Anfang 1896 erscheinen.

ℳ ₰

Foster, M., u. Fr. M. Balfour, Grundzüge der Entwickelungsgeschichte der Thiere. Deutsche autorisirte Ausgabe von N. Kleinenberg. Mit 71 Holzschnitten 8. 1876. 6.—.

Fürbringer, Max, Die Knochen u. Muskeln der Extremitäten bei den schlangenähnlichen Sauriern. Vergleichend-anatomische Abhandlung. Mit 7 Taf. 4. 1870. 12.—.

Gegenbaur, C., Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere. I. Heft. Carpus u. Tarsus. Mit 6 lith. Taf. 4. 1864. 8.—.

— — II. Heft. Schultergürtel der Wirbelthiere. — Brustflosse der Fische. Mit 9 Taf. 4. 1865. 11.—.

— — III. Heft. Das Kopfskelet der Selachier, als Grundlage zur Beurtheilung der Genese des Kopfskelets der Wirbelthiere. Mit 22 Taf. 4. 1872. 20.—.

— Lehrbuch der Anatomie des Menschen. 6. verbesserte Auflage. Zwei Bände. Mit zahlreichen zum Theil farbigen Holzschnitten. gr. 8. 1895. geh. 25.—; geb. 29.50.

— Die Epiglottis. Vergleichend-anatomische Studie. Mit 2 Tafeln u. 15 Abbildungen im Texte. gr. 4. 1892. 10.—.

Haeckel, Ernst, Anthropogenie od. Entwickelungsgeschichte des Menschen. Keimes- und Stammes-Geschichte. Vierte, umgearbeitete und vermehrte Auflage. Zwei Theile. Mit 20 Tafeln, 440 Holzschnitten und 52 genetischen Tabellen. gr. 8. 1891. geh. 16.—; geb. 19.—.

Huxley, Thomas H., Grundzüge der Anatomie der wirbellosen Thiere. Autorisirte Deutsche Ausgabe von J. W. Spengel. Mit 179 Holzschnitten. gr. 8. 1878. 14.—.

Kölliker, Alb., Handbuch der Gewebelehre des Menschen. 6. umgearb. Auflage. Erster Band: Die allgemeine Gewebelehre und die Systeme der Haut, Knochen und Muskeln. Mit 329 zum Theil farbigen Figuren in Holzschnitt u. Zinkographie. gr. 8. 1889. geh. 9.—; geb. 11.—.

— Zweiter Band, erste Hälfte: Elemente des Nervensystems, Rückenmark des Menschen und der Thiere, Verlängertes Mark, Ursprünge der Hirnnerven, Brücke, Hirnstiele und kleines Gehirn. Bogen 1—24 mit den zum Theil farbigen Figuren 330—548 in Holzschnitt und Zinkographie. gr. 8. 1893. 10.—.

Mihalkovics, Vict., v., Die Entwickelung des Gehirns. Nach Untersuchungen an höheren Wirbelthieren und am Menschen dargestellt. Mit 7 Taf. gr. 4. 1877. 12.—.

Palmén, J. A., Zur Morphologie des Tracheensystems. Mit 2 lith. Taf. 8. 1877. 3.—.

Rosenberg, Emil, Eine vergleichende Beurtheilung der verschiedenen Richtungen in der Anatomie des Menschen. Vortrag beim Antritt der Professur für Anatomie an der Universität zu Utrecht am 28. Septbr. 1888. 8. 1889. —.80.

Roux, Wilh., Gesammelte Abhandlungen über Entwickelungsmechanik der Organismen. Zwei Bände. gr. 8. 1895. geh. 48.—; geb. 53.—.

Erster Band: Abhandlung I—XII, vorwiegend über functionelle Anpassung. Mit 3 Tafeln u. 21 Textfiguren.
Zweiter Band: Abhandlung XIII—XXXIII über Entwickelungsmechanik des Embryo. Mit 7 Tafeln u. 7 Textfiguren.

Ruge, G., Untersuchungen üb. die Gesichtsmuskulatur der Primaten. Mit 8 lithographischen Tafeln. Fol. 1886. cart. 24.—.

Druck der kgl. Universitätsdruckerei von H. Stürtz in Würzburg.

BSB Bayerische StaatsBibliothek
MDZ Münchener DigitalisierungsZentrum Digitale Bibliothek

Maurer, Friedrich

Die Epidermis und ihre Abkömmlinge

Leipzig 1895

4 Anat. 123 f
urn:nbn:de:bvb:12-bsb00078615-2